

RECHERCHES ANATOMIQUES ET HISTOLOGIQUES
SUR
L'APPAREIL DIGESTIF
DE
L'AULASTOME
(*Aulastoma gulo*, Moq.-Tand.)

PAR
le Dr Camille SPIESS
(*Travail de l'Institut de Zoologie de l'Université de Bâle.*)

Avec les planches 10 et 11.

INTRODUCTION

« Si l'homme s'était borné à recueillir les faits, les sciences ne seraient qu'une nomenclature stérile, et jamais il n'eût conçu les grandes lois de la nature. »

LAPLACE (*Exposition du système du monde*, chap. xi).

Le présent mémoire est une suite naturelle aux recherches que nous avons publiées sur l'appareil digestif de la Sangsue médicinale (88). Il n'existe pas d'étude systématique sur l'évolution phylogénétique des organes de la digestion des Invertébrés, aussi, avons-nous entrepris, chez les Vers, des recherches à la fois histologiques et physiologiques, en vue de déterminer par quels moyens et comment s'effectue leur digestion.

A côté de l'intérêt qui s'attache à l'étude de l'une de nos plus importantes fonctions organiques, le groupe des Vers, est appelé à nous fournir des précieux documents sur sa marche évolutive, par le fait que, chez eux, en l'absence, en général, d'organes

annexes du tube digestif, la division du travail physiologique est encore très peu avancée.

Il existe cependant, de grandes différences dans la constitution du tube digestif d'animaux appartenant à un même groupe zoologique en apparence homogène, comme nous l'avons constaté chez les Hirudinées ¹.

Si, dans bien des cas, la marche évolutive de la fonction digestive n'est pas progressive, nous devons rechercher la cause de ce fait dans le régime alimentaire, qui varie d'un animal à l'autre, entraînant avec lui, comme cela a été démontré expérimentalement, des modifications organiques plus ou moins importantes ².

Nous devons envisager celles que nous présente l'appareil digestif des Hirudinées, c'est-à-dire d'animaux appartenant à un même *type évolutif*³, comme autant d'adaptations à des conditions biologiques particulières. Le genre de vie des Hirudinées, qui se nourrissent de sang, confine au parasitisme, qui modifie le régime alimentaire des animaux parasites, entraînant des modifications souvent considérables de leur appareil digestif. Nous aurons l'occasion, au cours de ce mémoire, de revenir sur ces faits, qui, nous le répétons, ont une grande importance pour comprendre les modifications si multiples que subissent les organes de la digestion au cours de leur développement phylogénétique.

La question des organes annexes du tube digestif des Hirudinées est très discutée et les auteurs ne sont pas encore tombés d'accord sur leur véritable signification physiologique.

Nous distinguons chez *Aulastoma* des glandes périœsophagiennes, qui sont en voie d'atrophie, par manque d'usage, comme

¹ C. SPIESS. *Modifications subies par l'appareil digestif sous l'influence du régime alimentaire*. C. R. de l'Académie des Sciences. Paris, 1904 (séance du 2 mai), p. 1123-1124.

² Voir à ce sujet : *Biol. Centralbl.*, Bd. XXIII, Nos 12-15, 1903.

³ Nous entendons par là un ensemble d'organismes qui ont atteint le même degré de division de leur travail physiologique.

c'est le cas chez la plupart des Hirudinées qui se nourrissent de proies vivantes.

Le tissu périintestinal, qui est un reste de l'épithélium coelomique, formé de nombreuses cellules renfermant un pigment vert, a été envisagé par les anciens anatomistes comme un foie. Nous savons que les fonctions de ce dernier sont multiples¹, et que sa propriété de fabriquer des matières colorantes d'origine excrétrice, ne paraît pas être exclusivement l'apanage des animaux supérieurs. Nous avons entrepris des recherches expérimentales en vue de savoir s'il existe chez la Sangsue médicinale, des pigments biliaires.

Chez *Aulastoma* les cellules péritonéales ont une réaction acide; elles éliminent le rouge Congo, qui les colore en bleu. Nous les considérons comme jouant un rôle actif dans l'excrétion, qui a lieu, en partie, par voie intestinale.

Contrairement à *Hirudo*, l'Aulastome est un véritable prédateur; il mène une existence libre dans les ruisseaux et les eaux stagnantes. Sa nourriture consiste en proies vivantes (Vers, Mollusques), qu'il avale avec une grande voracité; il peut aussi, d'après BOLSIVS (5), avaler des morceaux de viande crue.

Nous verrons que la conformation de son tube digestif, qui n'est pas réduit à l'état d'un vaste sac *estomac-réservoir*, comme c'est le cas d'*Hirudo*, lui permet de digérer très rapidement.

Nos exemplaires proviennent d'une mare des environs de Bâle, qui renferme également en grand nombre des *Nephelis* et des *Clepsines*.

Les recherches qui font l'objet de ce mémoire ont été effectuées à l'Institut de Zoologie de l'Université de Bâle; je prie son directeur, M. le professeur F. ZSCHOKKE, de recevoir ici l'expression de ma reconnaissance pour l'amabilité avec laquelle il m'a reçu dans son laboratoire.

¹ A. DASTRE. *L'évolution de la physiologie du foie*. Rev. des Deux-Mondes. 1^{er} octobre 1903.

Nos connaissances sur la structure intime et les fonctions du tube digestif des Vers, laissent encore beaucoup à désirer ; à cet égard le groupe des Annélides Chétopodes semble avoir le plus attiré l'attention des biologistes.

Au sujet de l'appareil digestif d'*Aulastoma gulo*, la littérature témoigne également d'une grande pauvreté, ce qui nous dispensera d'en faire l'histoire.

On trouvera cependant dans le traité de JOHNSON (44) sur la *Sangsue médicinale* (1816), ainsi que dans le mémoire de PELLETIER et HUZARD (68) *Recherches sur le genre Hirudo* (1825), quelques données anatomiques sur le système digestif des Aulastomes. Dans sa *Monographie de la famille des Hirudinées* (1846), MOQUIN-TANDON (64) passe en revue les particularités anatomiques que présente l'appareil digestif de l'Aulastome ; après lui, GRATIOLET (34) en donne également une description (1862). Ses données anatomiques, qu'il ne base sur aucune considération histologique, sont inexactes au point qu'il méconnaît l'estomac. Dans son grand ouvrage sur l'anatomie des Hirudinées (1884), BOURNE (7) parle incidemment du canal alimentaire d'*Aulastoma* ; il admet l'existence de cils vibratiles, que nos observations n'ont pas confirmée. LEUCKART (51), dans ses *Parasiten des Menschen* (1894), fait allusion à la présence de glandes, dans la paroi intestinale d'*Aulastoma* ; il parle de « zahlreiche rundliche Drüsensäcke », mais sans en reconnaître la véritable signification. LEUCKART les envisage comme étant des cavités formées par les plis de la paroi intestinale, et recouvertes par l'épithélium.

L'histologie comparée des organes de la digestion des Invertébrés est presque encore toute à écrire ; nous ne possédons à son sujet, que des faits isolés, des données fragmentaires, c'est-à-dire imparfaites.

Nous pensons que la citation placée en tête de ces lignes, résume toute l'utilité qu'il y a de les compléter.

TECHNIQUE

La méthode la plus rapide, et qui donne en même temps les meilleurs résultats, pour fixer les éléments du tube digestif de l'Aulastome, est la suivante :

On anesthésie l'animal par des vapeurs de chloroforme, puis on l'épingle sur une plaque de liège, en ayant soin qu'il demeure bien étalé; par une incision des téguments sur la face dorsale, il est ensuite facile de mettre le tube digestif à nu. Il est nécessaire d'opérer rapidement, afin que les tissus arrivent encore vivants au contact des réactifs.

Nous avons fait usage des liquides fixateurs suivants : Une solution saturée de sublimé acétique à 5 ou 10 %; la durée maximum de son action ne doit pas dépasser 30 minutes, après quoi on lave soigneusement à l'alcool iodé. Après plusieurs expériences, qui ont porté sur un grand nombre de cellules glandulaires, nous avons pu constater que les solutions de sublimé acétique, à pénétration rapide, fournissent des préparations, dans lesquelles les cellules à ferment conservent l'aspect qu'elles présentent à l'état frais. Ce fixatif ne paraît avoir aucune action modifiant la structure plasmatique des cellules glandulaires, ou dissolvant les granulations de la substance zymogène.

Des observations analogues ont été recueillies par WILLEM et MINNE (99) ainsi que par BÖHMIG (4). Ajoutons que, dans bien des cas, surtout lorsqu'il s'agit de cellules à ferment, l'emploi de fixatifs acides peut entraîner des altérations, dues à une auto-digestion des cellules.

Mélange de KOPSCH :

Bichromate de potasse 3 $\frac{1}{2}$ %	80 c. c.
Formaline conc., 40 %	20 —
Acide picrique sol. aq. sat.	20 c. c.
Alcool absolu	75 —
Acide acétique cristallisable	5 —

Bichromate de potasse 3 $\frac{1}{2}$ ‰	75 c. c.
Formaline conc., 40 ‰	20 —
Acide acétique cristallisable	5 —
Liquide de MÜLLER	90 c. c.
Formaline conc., 4 ‰	10 —
Alcool absolu	90 c. c.
Formaline conc., 40 ‰	10 —
Alcool absolu	85 —
Formaline conc., 40 ‰	10 —
Acide acétique cristallisable	5 —

Liquide de TELLYESNIEZKY :

Bichromate de potasse 3 ‰	100 c. c.
Acide acétique cristallisable	5 —

Nous recommandons particulièrement le mélange formol-alcool ; ce fixatif peut agir pendant une heure, sans porter préjudice à la préparation. Avec ce réactif nous avons obtenu des colorations, particulièrement à l'hématoxyline, beaucoup plus nettes qu'avec l'emploi des solutions mercuriques.

Nous avons toujours utilisé la méthode de coloration sur coupes, qui présente de grands avantages, et permet l'emploi des colorations combinées, ainsi que des doubles colorations, telles que :

Hématoxyline	+	Eosine
—	+	Acide picrique
—	+	Fuchsine acide
—	+	Carmin boracique
—	+	Brun de Bismarck
— au fer	+	Bordeaux R.

Toutes nos coupes, d'une épaisseur variant entre 5 et 10 μ ont été pratiquées après inclusion dans la paraffine.

La liste des manipulations pour la coloration simple est la suivante :

Collage des coupes par l'albumine de P. MAYER, xylol ; alcool absolu, pendant 10 minutes ; alcool à 70 % ou eau distillée, suivant la nature du colorant ; coloration, sa durée varie suivant le réactif employé, nous recommandons la méthode régressive, qui permet de réaliser des colorations très électives ; lavage à l'eau ou à l'alcool, souvent acidulé ; alcool à 70 % ; alcool absolu ; huile de cèdre ou xylol ; baume du Canada.

Nous exposerons dans les chapitres suivants les remarques que nous avons à présenter au sujet des colorants, qui ont été employés dans des buts très divers.

D'une manière générale, ces derniers sont appelés à rendre de grands services, non seulement dans l'étude de l'anatomie fine, mais encore dans l'explication des actes intimes de la matière vivante. Un grand nombre d'entre eux, par leurs réactions chimiques et leurs *métachromasies*, constituent les seuls moyens, dont nous disposons actuellement pour révéler la présence de telle ou telle substance à l'intérieur des cellules.

Ajoutons, qu'on s'applique, de plus en plus, et avec raison, à l'étude des éléments vivants ; la méthode dite des colorations vitales, dont nous nous sommes également servi, deviendra assurément une des plus fécondes au fur et à mesure que nous connaissons mieux les substances qui possèdent la propriété de colorer les cellules *intra-vitam*.

Cette science, toute jeune, l'histologie physiologique, dont M. G. MANN¹ a résumé les éléments dans un ouvrage récent, est appelée à nous révéler des faits de première importance sur les phénomènes intimes de la vie.

¹ MANN, G. *Physiological Histology, Methods and Theory*. Un vol. in-8°, Oxford.

ANATOMIE DU TUBE DIGESTIF D'AULASTOMA GULO

L'étude anatomique du tube digestif de l'Aulastome exige une préparation spéciale, car il est comme inclus dans le tissu conjonctif periviscéral, qui remplit la cavité du corps de l'animal. Cette particularité, qui caractérise un grand nombre de Vers, empêche en outre d'isoler le tube digestif des tissus qui l'entourent.

Pour étudier la disposition générale de ses parties, nous avons utilisé la même méthode d'injection par l'albumine, que nous avons décrite dans un précédent travail (88).

Le tube digestif d'*Aulastoma gulo* (Pl. 10, fig. 1) occupe une position dorsale par rapport à l'axe du corps de l'animal. Il s'étend en ligne droite de la bouche à l'anus, sans présenter de circonvolutions, sur une longueur de 0^m,085. Le tractus intestinal ne présente pas de complications morphologiques bien importantes et cependant son revêtement épithélial n'est pas uniforme, mais témoigne, au contraire, d'une différenciation assez avancée de ses éléments, qui nous autorise à lui distinguer les parties suivantes :

- 1° Une cavité buccale ;
- 2° Un œsophage ;
- 3° Un estomac, présentant 9 paires de renflements latéraux et deux longs appendices pyloriques ;
- 4° Un intestin présentant, dans sa portion initiale, une paire d'expansions latérales en forme de cæcum, 5 paires de renflements latéraux et une portion terminale renflée (rectum ou cloaque).

I. — RÉGION ANTÉRIEURE.

La région antérieure du tube digestif comprend la cavité buccale et l'œsophage.

Cavité buccale. — La cavité buccale (Pl. 10, fig. 1, *cb*) est

située à l'intérieur de la ventouse antérieure, limitée par une lèvre supérieure dorsale et une lèvre inférieure, ventrale, moins proéminente.

Comme chez tous les Gnathobdellides, à l'exception de *Nephelis*, la cavité buccale est caractérisée par la présence de trois mâchoires, qui séparent la cavité buccale de l'œsophage; leur bord libre, convexe, porte un nombre variable de dents, rarement supérieur à 20, qui sont rudimentaires. Chacune des mâchoires se trouve située à l'extrémité d'un repli de la paroi œsophagienne, particulièrement accentué, qui forme un bourrelet où viennent s'insérer les muscles abducteurs et adducteurs des mâchoires; les uns et les autres pénètrent à l'intérieur de ces dernières, à côté des canaux excréteurs des glandes périœsophagiennes.

De même que chez *Hirudo*, les glandes de la région antérieure du corps sont annexées à l'appareil masticateur, mais ici, nous constatons une notable réduction du nombre des dents et des canaux excréteurs des glandes en question.

Ces organes, par suite de son régime alimentaire, ont subi, chez *Aulastoma*, d'importantes modifications et n'ont plus la même signification physiologique que chez la Sangsue médicale. Les mâchoires de l'Aulastome sont faites pour déchirer les proies dont elle se nourrit, plutôt que pour inciser la peau des animaux, dont elle ne suce pas le sang.

Ajoutons que l'atrophie de ces organes est poussée encore plus loin chez *Nephelis*, où il n'est plus question de mâchoires et d'appareil glandulaire.

Nous ne nous arrêterons pas davantage à l'étude de ces organes, qui ont été décrits spécialement par CROCKEWIT (14), nous réservant de revenir sur les glandes périœsophagiennes à propos des organes annexes du tube digestif.

Notons ici, que leurs canaux excréteurs aboutissent dans les mâchoires, ce qui a une certaine importance pour comprendre

la signification physiologique de ces glandes, si longtemps méconnue.

Oesophage. — La partie du tube digestif qui fait suite à la cavité buccale est représentée chez *Aulastoma*, par un véritable œsophage (Pl. 10, fig. 1, *æ*). GRATIOLET (34) le décrit sous le nom de région *stomato-pharyngienne* ; long de 0^m,01, il s'étend en ligne droite jusqu'à l'estomac, présentant un léger renflement basal. L'œsophage est l'organe de la déglutition, qui s'effectue par les contractions alternatives des fibres musculaires longitudinales et circulaires, qui sont très abondantes dans sa paroi. Cette dernière présente un grand nombre de plis longitudinaux (fig. 10, *p*) qui s'étendent de la base des mâchoires jusqu'au sphincter cardiaque. Le lumen de la cavité œsophagienne est très large, ce qui permet à l'Aulastome d'avaler des Vers de terre *in-toto*.

La conformation générale de l'œsophage, et surtout l'absence de fibres musculaires radiaires, ne lui permettent pas d'exécuter les mouvements de succion, caractéristiques des parois pharyngiennes de la Sangsue.

II. — RÉGION MOYENNE.

Chez presque tous les Invertébrés, on entend par la région moyenne du tube digestif la portion du tractus qui s'étend entre l'œsophage et l'intestin. Cette portion, que nous sommes habitués, dans l'anatomie des Vertébrés, à rattacher à la région antérieure du tube digestif, a reçu le nom d'estomac.

Le sens donné à ce mot est très variable, à en juger par la diversité des régions du tube digestif, auxquelles les auteurs ont donné ce nom.

En appelant estomac la portion moyenne, souvent renflée, du tube digestif, les anciens anatomistes n'ont pas suffisamment tenu compte des données histologiques et physiologiques sur

lesquelles repose actuellement notre conception de l'estomac. Notons en passant, qu'un organe peut présenter de telles variations au cours de son évolution phylogénétique, que la morphologie seule est incapable de nous en donner la véritable signification, si la physiologie ne lui vient en aide.

Le revêtement épithélial de la région moyenne du tube digestif de l'Aulastome est distinct de celui des autres parties du tractus, ce qui nous autorise à admettre qu'il possède un véritable estomac, c'est-à-dire une région médiane du tube digestif nettement caractérisée au point de vue histologique. Nous savons qu'on ne peut faire une telle distinction chez un grand nombre d'animaux, et la Sangsue est dans ce cas, dont l'épithélium intestinal présente, dans toutes ses parties, une répartition uniforme de ses éléments. Ces derniers sont donc privés d'estomac, malgré une apparente différenciation morphologique de la région moyenne de leur tractus.

Estomac. — L'estomac d'*Aulastoma* (fig. 10, *est*), *Chylusmagen* de LEUCKART, *région œsophagienne* de GRATIOLET, fait suite à l'œsophage, dont il est séparé par un sphincter cardiaque. Il s'étend en ligne droite, jusqu'à l'intestin, sur une longueur de 0^m,04, et se termine entre les cæcums de la portion initiale de l'intestin, par un sphincter pylorique très puissant.

La région stomacale de l'Aulastome est caractérisée par la présence de 9 paires de renflements latéraux, uniformes ; ces derniers résultent d'étranglements successifs du canal médian, et n'aboutissent pas à la formation de véritables diverticules en cul-de-sac. Ce sont les *appendices stomacaux* de DUVERNOY (18), qu'il regarde comme destinés à la sécrétion du suc gastrique. GRATIOLET (34) assimile les dilatations de l'estomac à une succession de jabots qu'il appelle *ingluvies*, et jouant le rôle de réservoirs alimentaires. Cette conception n'est pas justifiée par les faits que nous a révélés l'étude histologique de l'estomac.

Au niveau de chaque rétrécissement, limité par deux renfle-

ments consécutifs, il existe des dissépiments, qui divisent la cavité stomacale en 9 chambres incomplètes. Au point de vue de sa forme, l'estomac d'*Aulastoma* occupe une situation intermédiaire entre l'estomac lobé de la Sangsue et le tube stomacal cylindrique de *Nephelis*, entièrement droit. D'après RATHKE (74), *Nephelis* présente encore, pendant sa vie ovarienne, deux séries de poches qui disparaissent à l'état adulte.

Au niveau de sa 9^e dilatation, l'estomac présente deux longs appendices pyloriques (fig. 10, *ap.*), qui correspondent aux grandes poches stomacales d'*Hirudo*.

Rien, dans leur morphologie et leur structure, ne nous les fait envisager comme remplissant une fonction spéciale; ce sont des expansions de la cavité stomacale, en voie d'atrophie. Les appendices pyloriques prennent naissance entre les deux derniers renflements stomacaux. Ce sont deux poches très grêles, longues de 0^m,03, sinueuses, non lobées, écartées l'une de l'autre et longeant l'intestin sur sa face ventrale, jusqu'au rectum. Le dernier renflement de l'estomac est infundibuliforme, il est situé entre les deux cœcums de l'intestin, et communique, d'une part, avec ce dernier, et de l'autre avec les appendices pyloriques, par des orifices très étroits. Aucun caractère morphologique extérieur ne distingue les deux portions auxquelles nous avons donné le nom de cardia et de pylore; nous verrons cependant, à propos de l'histologie, que la présence de glandes dans la portion pylorique de l'estomac, nous autorise à faire cette distinction.

La conformation de son estomac ne permet pas à l'*Aulastoma* d'absorber en une fois une grande quantité de nourriture, comme le fait la Sangsue¹, dont le tube digestif est réduit, presque dans sa totalité, à l'état d'un vaste sac, où s'accumule le sang dont elle se nourrit exclusivement, ce qui lui permet de vivre pendant plus d'une année sans reprendre de nourriture.

¹ Elle peut absorber une quantité de sang dont le poids est égal à 6 ou 7 fois celui de son corps.

Le type d'*estomac-réservoir* n'est réalisé que par le tube digestif des Hirudinées qui se nourrissent de sang, comme la Clepsine, la Pontobdelle, etc. Outre la réduction de l'estomac, nous constatons chez *Aulastoma* un développement assez considérable de l'intestin, dont les parois renferment des glandes, qui sécrètent des ferments digestifs. Ces faits expliquent la rapidité avec laquelle se fait la digestion, ainsi que la voracité de l'Aulastome. D'après JOHNSON (44), il lui suffit de quelques jours pour digérer complètement plusieurs *Nepheleis*. La surface de l'estomac est entièrement lisse.

III. — RÉGION POSTÉRIEURE.

Elle comprend l'intestin proprement dit et sa portion postérieure renflée, le *cloaque* ou *rectum*.

Intestin. — L'intestin (fig. 10, *i*), appelé *Enddarm*, par LEUCKART, et que GRATIOLET désigne sous le nom de région *gastro-iléale*, fait suite à l'estomac, dont il est séparé par le sphincter pylorique. Sa portion initiale présente deux diverticules en forme de cœcum (fig. 10, *ci*), qui entourent le pylore, et que BRANDT (9) décrit comme des renflements faisant saillie des deux côtés de la valvule pylorique. L'intestin de l'Aulastome, long de 0^m,03, se distingue à première vue par sa largeur, et par le fait qu'il est beaucoup plus volumineux que l'estomac, quoique moins long. Ses dimensions contrastent avec celles, beaucoup plus petites, de l'intestin d'*Hirudo*; son diamètre transversal est le triple de celui des appendices pyloriques. L'intestin présente sur son trajet, 5 paires de renflements latéraux, qui ont déjà été signalés par OTTO (67); il se termine postérieurement par une région piriforme, le *rectum* (fig. 10, *r*), à laquelle GRATIOLET a donné le nom de *gros intestin*.

Les parois intestinales sont caractérisées par la présence de nombreux plis (fig. 10, *p'*), qu'il est facile d'apercevoir extérieu-

rement après avoir injecté le tube digestif. Ils ont une disposition spiralee, qui leur a valu le nom de *valvule spiroïde*, que leur donne GRATIOLET. REMY SAINT-LOUP (78) admet que la portion intestinale du tube digestif remplit les fonctions d'un foie, mais son assertion repose sur des arguments sans valeur. On sait cependant, que la portion moyenne du tube digestif de plusieurs Polychètes se comporte comme le foie de Mollusques Pulmonés et Nudibranches (DARBOUX 16, BRASIL 10). L'espèce de valvule de l'intestin d'*Aulastoma* a la même signification que le typhlosolis des Lombriciens terrestres; elle est destinée à augmenter la surface d'absorption intestinale, et présente une abondante vascularisation, dont on trouve la mention dans l'ouvrage de GRATIOLET (34).

Ce dernier auteur ainsi que DUTILLEUL (17), MÜLLER (65), etc., envisagent l'intestin des Hirudinées comme la portion du tractus où s'effectue la digestion des aliments accumulés dans l'estomac, qui, dans ce cas, fonctionne comme un réservoir (jabot).

Cette opinion, qui n'est du reste, appuyée sur aucune expérience physiologique, renferme une part de vérité, en ce qui concerne *Aulastoma*, *Pontobdella* et *Piscicola*. Il ne faudrait cependant pas vouloir préjuger de la fonction des différentes parties du tube digestif des Hirudinées, par simple comparaison avec ce que nous savons déjà sur la façon dont ils digèrent, car leur appareil digestif peut subir d'importantes modifications, comme nous l'avons constaté (89). La portion que nous avons désignée sous le nom de *rectum* se distingue du reste de l'intestin par sa forme ainsi que par ses parois lisses; elle sert à la défécation, et se termine par l'anus (fig. 10, a).

La disposition morphologique de l'appareil digestif d'*Aulastoma*, lui permet de digérer rapidement, ce qui explique sa grande voracité; d'après GRATIOLET, l'*Aulastome* mange plusieurs fois par jour.

HISTOLOGIE DU TUBE DIGESTIF D'AULASTOMA GULO

IV. — HISTOLOGIE DE LA CAVITÉ BUCCALE.

La cavité buccale occupe la face ventrale de l'animal ; elle résulte d'une invagination des téguments de la partie antérieure du corps, et l'épithélium qui la tapisse fait suite à l'épiderme.

L'épithélium de la cavité buccale appartient au type d'épithélium pavimenteux simple, formé par un seul strate de cellules plates (Pl. 10, fig. 3, *cp*). Sur les bords de la cavité buccale il devient cubique, pour faire place aux cellules nettement cylindriques de l'épiderme.

Chaque cellule épithéliale est limitée par une membrane, qui, sur son bord libre, s'épaissit en forme de plateau (fig. 3, *pl*) ; ce dernier ne présente ni striation, ni cils, ni prolongements protoplasmiques.

Au centre du cytoplasma, finement granuleux et qui se colore par l'hématoxyline de DELAFIELD, se trouve le noyau, renfermant un nucléole ainsi que des chromosomes ; on le rencontre souvent en voie de division.

Les cellules mesurent environ $10,5\mu$ de largeur sur 7μ de hauteur. L'emploi de doubles colorations donne de bons résultats dans l'étude de l'épithélium ; nous recommandons les solutions de carmin, la safranine ainsi que l'hématoxyline.

Il n'y a pas lieu de distinguer dans la cavité buccale de couche conjonctive, lui appartenant en propre ; ses parois sont formées par la ventouse antérieure, dont la structure est identique à celle de la paroi du corps, ainsi que le montrent les coupes dirigées transversalement. Le tissu conjonctif sous-épithélial renferme un grand nombre de fibres musculaires. Leur ordonnance est à peu près constante ; nous avons des fibres externes, à direction circulaire (fig. 3, *mc*). Grâce à leurs contractions, la forme de la cavité buccale peut varier à l'infini.

V. — HISTOLOGIE DE L'ŒSOPHAGE.

A la cavité buccale fait suite l'œsophage; c'est un canal musculueux, relativement large, qui possède des parois propres.

Il prend naissance, comme nous l'avons vu, à la base des bourrelets sur lesquels sont implantées les mâchoires.

La muqueuse œsophagienne forme, à elle seule, toute la paroi de l'œsophage, dont l'épaisseur varie entre 108 à 120 μ : elle est macroscopiquement caractérisée par la présence de plis, plus ou moins saillants, à direction longitudinale et qui sont visibles extérieurement. Le revêtement épithélial de la cavité buccale passe insensiblement à celui de l'œsophage, qui appartient au type d'épithélium cylindrique simple (Pl. 10, fig. 7, *cep*). Notons tout de suite que la paroi œsophagienne ne renferme pas de glandes, dont la présence a été cependant signalée dans l'œsophage de plusieurs Vers. Ainsi HALLEZ (35,36) décrit de grosses cellules piriformes dans la paroi pharyngienne d'un Turbellarié rhabdocœle (*Gyrator notops*) et d'un Polyclade (*Leptoplana tremellaris*). De même, des glandes unicellulaires, sécrétant du mucus, ont été décrites par SOULIER (86), dans l'œsophage des Serpuliens, par WIRÉN (101) dans celui des Térébelliens, et par SETTI (85) dans l'œsophage d'*Aphrodite aculeata*. Le Lombric possède des glandes pharyngiennes, dont WILLEM et MINNE (99) ont extrait un ferment peptonisant. Notons encore, d'après JANDER (41), la présence de glandes pharyngiennes chez les Triclades. Enfin GRABER (29) publie une étude spéciale sur les glandes de l'œsophage des Annélides.

Chez les Hirudinées, les glandes de la région antérieure du corps doivent être envisagées comme des organes annexes du tube digestif, c'est-à-dire n'appartenant pas à la muqueuse intestinale.

Les cellules épithéliales de la muqueuse œsophagienne (fig. 7

A) sont prismatiques, peu élevées; leur extrémité libre est limitée par un plateau non strié, qui se colore fortement par le brun de Bismarck. Des cellules analogues ont été décrites par WIRÉN (102) dans l'épithélium œsophagien de l'Arénicole. Elles mesurent 21μ de hauteur sur $5,20\mu$ de largeur. Le cytoplasma présente de fines granulations, à la base de la cellule se trouve un noyau ovale (fig. 7, N) renfermant un nucléole colorable par l'hématoxyline.

LEYDIG (55) signale la présence d'une cuticule à l'extrémité libre des cellules épithéliales de l'œsophage des Hirudinées. Traitées par le bleu de toluidine, les cellules de l'épithélium œsophagien se colorent en bleu, tirant sur le violet (réaction de la mucine).

La couche conjonctive de la muqueuse (fig. 7, ce) est caractérisée par le grand développement de sa musculature. Immédiatement, appliquées contre la base des cellules épithéliales, on rencontre des fibres musculaires à direction longitudinale, dont l'épaisseur est de 7μ . Ce sont des fibres musculaires lisses, différenciées en fibrilles contractiles, formant une zone corticale, tandis que la zone médullaire présente un protoplasma granuleux, où l'on rencontre le noyau. Ce sont de véritables tubes musculaires, qui diffèrent des fibres musculaires que nous avons décrites dans les parois pharyngiennes de la Sangsue (88).

Extérieurement, nous trouvons dans la paroi œsophagienne une couche de fibres musculaires à direction circulaire (fig. 7, fmc), dont l'épaisseur est considérable au niveau du sphincter cardiaque. Cette importante couche de fibres musculaires circulaires limite la paroi de l'œsophage du côté du tissu conjonctif périsvical; on la trouve également très développée dans l'œsophage de *Nepheleis*. La contraction de ces muscles joue un rôle important dans les phénomènes de déglutition, dont l'œsophage est le siège. Les fibres musculaires sont facilement colorables par l'éosine, le carmin boracique, l'acide picrique et la

laque ferrique. Ajoutons qu'une solution aqueuse diluée de bleu de toluidine colore les fibres musculaires en rose.

L'œsophage est la portion du tractus où les aliments sont engloutis pour arriver dans l'estomac. On sait que l'Aulastome peut avaler de grosses proies, dont le passage est facilité par le large lumen que présente l'œsophage, ainsi que par les mouvements de ses parois, qui sont dus aux contractions alternatives de ses muscles longitudinaux et circulaires (constricteurs).

Nous n'avons pas constaté la présence des muscles dilatateurs, dont parle GRATIOLET (34).

Il est important de noter que l'absence de fibres musculaires radiaires dans les parois de l'œsophage, ne lui permet pas d'exécuter les mouvements de succion caractéristiques du pharynx ovoïde des animaux qui sucent, comme la Sangsue ¹, et qui fonctionne comme une pompe aspirante et refoulante.

Par le fait que l'Aulastome ne suce pas de sang, pour les raisons que nous venons de dire, il ne peut utiliser le produit de sécrétion de ses glandes périœsophagiennes, qui, chez la Sangsue, par suite de son régime alimentaire particulier, intervient dans les phénomènes de la digestion. Nous verrons que l'épithélium intestinal d'*Aulastoma* s'est différencié en glandes, dans le but spécial de sécréter des ferments digestifs.

Du reste, la présence de glandes, dans la région antérieure du corps des Hirudinées, paraît liée à l'existence d'un appareil de succion; très développées chez les animaux qui sucent du sang (*Hirudo*, *Clepsine*, *Pontobdella*), les glandes en question sont atrophiées, et même manquent complètement chez les prédateurs (*Aulastoma*, *Nephelis*).

Ces faits s'expliquent aisément, chez les Gnathobdellides du

¹ Son pharynx correspond physiologiquement à celui des Trématodes ainsi qu'au pharynx de *Prostomum lineare*, décrit par HALLER (35), et à celui de *Pontobdella*, dont les mouvements sont dus aux contractions alternatives des muscles radiaires et circulaires.

moins, par la façon dont les Hirudinées de ce groupe utilisent le produit de sécrétion de ces glandes, dont les canaux excréteurs aboutissent dans les mâchoires. On conçoit que, chez la Sangsue, le produit de sécrétion est utilisé par le fait qu'il arrive directement pendant la succion, au contact du sang, dont elle se nourrit exclusivement, et qu'il imprègne, ce qui n'est pas le cas de l'Aulastome, dont l'œsophage est incapable de pomper du sang. Nous avons là un exemple des modifications que peut subir l'appareil digestif sous l'influence du régime alimentaire ; le régime carnivore¹ de l'Aulastome a entraîné les particularités de forme et de structure, que nous venons de relater à propos de son œsophage, ainsi que d'autres modifications importantes relatives aux différenciations épithéliales de son tube digestif.

VI. — HISTOLOGIE DE LA PORTION CARDIAQUE DE L'ESTOMAC.

Nous avons vu dans la morphologie, qu'*Aulastoma* possède un véritable estomac, c'est-à-dire une région médiane du tube digestif, où se trouvent des glandes et distincte des autres parties du tractus. Notons tout de suite que la muqueuse gastrique forme, à elle seule, la totalité de la paroi de l'estomac, qui, sur toute son étendue, est formée de deux membranes : 1° l'épithélium ; 2° une membrane conjonctivo-musculaire. Ces deux couches correspondent au plan de structure général du tube digestif des Invertébrés. La couche conjonctive, revêtue intérieurement par l'épithélium, forme la *tunica propria* ; elle renferme des fibres musculaires lisses, qui ne sont pas disposées en une couche distincte, comme c'est le cas de la *muscularis mucosæ*. Les parois stomacales sont intimement unies au tissu conjonctif péri-

¹ L'Aulastome se nourrit essentiellement de Vers (Lombrics) et de Mollusques (Lymnées, Planorbes), mais peut aussi, d'après LEUCKART (51), avaler de jeunes Poissons.

viscéral, en sorte que ses limites ne sont pas nettement distinctes; en outre, c'est la raison pour laquelle on ne peut isoler le tube digestif du corps de l'animal.

Nous distinguons dans l'estomac deux portions bien distinctes, mais qui ne correspondent à aucune différenciation morphologique particulière:

1° Une portion cardiaque qui s'étend sur la première moitié de l'estomac, recouverte par un épithélium prismatique, mais absolument dépourvue de glandes; 2° une portion pylorique, qui s'étend sur la seconde moitié de l'estomac, y compris les appendices pyloriques, pourvue de glandes.

L'épithélium qui tapisse la portion cardiaque de l'estomac (Pl. 11, fig. 11 et fig. 13, *cep*, *cs*,) appartient au type d'épithélium cylindrique simple: il est formé par une seule couche de cellules prismatiques très élevées. Elles mesurent $47,6 \mu$ de hauteur sur $3,5 \mu$ de largeur. Nous donnons ces mensurations comme approximatives, car la forme et les dimensions des cellules varient suivant la direction de la coupe par rapport à leur axe. Chaque cellule (Pl. 10, fig. 2) est limitée par une membrane, qui se laisse facilement colorer, et qui fait défaut à son extrémité libre, où nous n'avons pu constater l'existence d'aucune formation cuticulaire, en sorte que, dans cette région, le cytoplasma lui-même limite le bord libre de la cellule. Le noyau, en général petit, occupe le milieu de la cellule; il est globuleux, et mesure, dans son grand axe, $3,5 \mu$. Il présente toujours un réseau de chromatine, au centre duquel se trouve un gros nucléole de forme irrégulière, qui, ainsi que la membrane nucléaire, se colorent très vivement par l'hématoxyline. Le cytoplasma des cellules épithéliales de la muqueuse cardiaque est réduit à l'état d'un réseau (Pl. 10, fig. 2, *fp* et fig. 10, *rc*), dont les mailles sphériques mesurent $1,7 \mu$ et présentent une grande régularité. Les mailles du réseau cytoplasmique renferment un produit de sécrétion, sous forme d'une substance homogène, semblable à du mucus (fig. 2,

ps et fig. 10, s), et dont elle présente les réactions microchimiques. BÖHMIG (4) décrit une structure analogue dans les cellules de l'épithélium intestinal des Rhabdocœles, dont le cytoplasma présente « eine wabige und maschigestructur ».

Le produit de sécrétion est remarquable par la façon dont il se comporte vis à vis des réactifs : c'est un produit de sécrétion plasmatique des cellules de l'épithélium cardiaque, dont le cytoplasma possède une activité sécrétoire analogue à celle du protoplasma des cellules muqueuses.

Outre sa nature glandulaire, le cytoplasma de ces éléments présente des particularités qui sont en rapport avec le fonctionnement même de la cellule glandulaire.

On peut distinguer, dans les cellules de l'épithélium cardiaque, deux portions distinctes, soit par l'extension de chacune d'elles, soit par façon différente dont elles se comportent vis à vis des réactifs : 1° une portion glandulaire externe (Pl. 10, fig. 2, *pg*), qui occupe la partie basale, périnucléaire de la cellule, et qui reste incolore dans l'hématoxyline ; 2° une portion supérieure interne (fig. 2, *pse*), qui occupe la partie apicale de la cellule, et se colore toujours vivement dans les réactifs. La première occupe les trois-quarts du corps cellulaire ; c'est la partie de la cellule glandulaire où s'accumule, pendant sa phase d'activité, le produit de sécrétion, au fur et à mesure de sa formation. La seconde portion n'est pas nettement distincte de la précédente ; le passage de l'une à l'autre est insensible. La portion supérieure se colore en bleu par l'hématoxyline et forme une frange colorée, bordant l'extrémité libre des cellules épithéliales (Pl. 11, fig. 11).

Plusieurs auteurs, comme nous aurons l'occasion de le voir, considèrent l'hématoxyline de DELAFIELD comme un colorant spécifique du mucus. D'après HEIDENHAIN,¹ l'hématoxyline ne colore que la mucine, tandis que le mucigène reste incolore

¹ HEIDENHAIN, R. *Physiologie der Absonderungsgänge*. Handb. d. Physiol. von HERMANN, Bd. V.

dans ce réactif. C'est dans la portion supérieure de la cellule que le produit de sécrétion arrivé à l'état de maturité, est peu à peu expulsé dans la cavité stomacale, par rupture des mailles du réseau cytoplasmique (Pl. 10, fig. 2, *ps* et Pl. 11, fig. 11, *gs*). Nous voyons que l'épithélium cardiaque joue un rôle sécréteur et ses éléments doivent être envisagés comme des cellules glandulaires.

C'est entre les mailles du réseau cytoplasmique que s'accumule le produit de la sécrétion; nos observations nous ont permis de constater qu'il est sécrété par le cytoplasma lui-même. Les travées protoplasmiques, qui séparent les mailles (vacuoles) et les délimitent, présentent un grand nombre de granulations protéiques (Pl. 10, fig. 10, *g*), visibles seulement avec de forts grossissements. De même que la substance homogène qui remplit les mailles, ces granulations nodales sont basophiles et présentent les réactions microchimiques caractéristiques du mucus.

La question d'une coloration spécifique de la mucine est très controversée et les opinions des auteurs, à ce sujet, sont partagées. STÖHR¹, RAWITZ², FLEMMING³ et PAULSEN⁴ considèrent l'hématoxyline comme un colorant spécifique de la mucine, qu'il colore en bleu-violet. SCHRÖDER⁵ au contraire, ne pense pas qu'il existe une matière colorante spécifique du mucus. Un grand nombre de réactions microchimiques que nous allons exposer brièvement, nous ont permis de constater que la substance homogène contenue dans les mailles du réseau cytoplasmique, présente les réactions chromatiques, dont nous disposons actuellement pour révéler la présence du mucus à l'intérieur des cellules.

¹ STÖHR. *Lehrbuch der Histologie*, 10. Aufl., Jena, 1901.

² RAWITZ. *Leitfaden für histologische Untersuchungen*. Jena, 1895.

³ FLEMMING. *Zeit. f. wiss. Mikr.*, 1885, p. 318.

⁴ PAULSEN. *Zeit. f. wiss. Mikr.*, 1885, p. 520.

⁵ SCHRÖDER. *Über den Schleim und seine biologische Bedeutung*. Biol. Centralbl., Bd. XXIII, 1903.

Les cellules glandulaires de l'épithélium cardiaque sécrètent une substance homogène, sous la forme de globules ou de gouttelettes, analogue au produit de sécrétion des cellules de l'épithélium gastrique de la Sangsue.

Elle ne se colore pas en rouge vif par l'éosine (préparation au sublimé), comme c'est le cas, d'après OPPEL¹ des granulations de la zone interne des cellules glandulaires du pancréas (Zymogenkörnchen de HEIDENHAIN²).

La sécrétion des cellules épithéliales se comporte comme la mucine vis-à-vis du carmin boracique, elle reste incolore, tandis que ce réactif colore fortement les granulations des cellules à ferment (parotide, pancréas).

On sait que le carmin boracique, comme les anilines acides, ne colore pas la mucine; d'après HOYER³, la mucine ne se colore pas par les anilines acides (dans le sens de EHRLICH⁴), mais par les anilines basiques, comme le bleu de méthylène, le bleu de toluidine, la thionine, le brun de Bismarck, etc., après fixation au sublimé.

Pour constater ou non la présence de mucine dans les tissus fixés, la méthode des réactions chromatiques peut rendre de grands services, surtout si l'on compare les résultats obtenus avec les données fournies par les recherches microchimiques chez les animaux supérieurs, dont la physiologie nous est connue. Nous ne pensons pas cependant qu'il faille attacher trop d'importance à cette méthode, car, dans bien des cas, la coloration obtenue dépend exclusivement des manipulations préliminaires. Ces dernières varient presque suivant chaque auteur, en sorte

¹ OPPEL, A. *Lehrbuch d. Vergleich. mikrosk. Anat. d. Wirbeltiere*. Dritter Teil, Jena, 1900.

OPPEL et BÖHM, A. *Taschenbuch der mikrosk. Technik*. 4. Aufl., 1900.

² HEIDENHAIN, R. *Loc. cit.*, p. 605.

³ HOYER, H. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXVI, 1890, et *Zeit. f. wiss. Mikr.*, Bd. VIII, 1891.

⁴ EHRLICH, P. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XIII.

que l'on obtient des divergences dans les résultats, d'après lesquels il est très difficile, pour ne pas dire impossible, de tirer des conclusions certaines.

En outre, il faut user de grandes précautions dans l'emploi des colorants à l'étude des cellules glandulaires et surtout dans les déductions relatives à leurs affinités chromatiques.

Presque tous les auteurs¹ qui se sont occupés de la structure intime des cellules glandulaires et du mécanisme de la sécrétion, rapportent des faits analogues au sujet des variations que présente l'aspect des cellules glandulaires. On sait maintenant que les affinités chromatiques d'une cellule glandulaire dépendent du stade de la sécrétion, dans lequel elle se trouve. Il faut tenir compte de ces faits pour comprendre les réactions différentes et souvent même opposées (devenant plus ou moins oxyphiles ou basophiles), que peuvent présenter les granulations protéiques à l'intérieur d'une même cellule. Ainsi, à propos des cellules glan-

¹ On trouvera des renseignements sur le mécanisme de la sécrétion des cellules glandulaires en général dans les ouvrages suivants :

- MOURET. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., t. XXXI, 1895.
 OGATA. Arch. für Anat. u. Physiol., 1883.
 VER ECKE. Arch. de Biol., 1893 et 1895.
 FRENZEL. Centralbl. f. Physiol., 1891.
 GALEOTTI. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1897.
 RANVIER. Journ. de micrographie, t. X-XII, 1886-88.
 VAN GEHUCHTEN. Anat. Anz., Bd. I. 1891.
 — *La cellule*, t. IX, 1892.
 ZIMMERMANN. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII, 1898.
 OPPEL. *Loc. cit.*, p. 607.
 LANGLEY. Proc. of the Royal Soc., vol. XXIX, 1879.
 THEOHARI. (92).
 CADE. Arch. Anat. microsc., t. IV, 1901.
 HENNEGUY. *Leçons sur la Cellule*, 1896.
 VIGNON. (95).
 NUSSBAUM. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIII, 1877; Bd. XV, 1878, et Bd. XXI, 1882.
 HAIDENHAIN. *Loc. cit.*, p. 605.
 RAWITZ. Abhandl. d. Berlin. Akad., 1887.
 LAUNOY. Ann. Sc. nat., (8), t. XVIII, 1903.
 PIRONE, R. Zeit. f. Allg. Physiol., Bd. IV, 1904.

dulaires de l'estomac, THÉOHARI (92) a observé dans le cytoplasma, des différenciations ergastoplasmiques basophiles, sous forme de filaments basaux, donner naissance à des granulations acidophiles.

On conçoit dès lors, que les réactions, limitées à la méthode seule des affinités chromatiques, sont insuffisantes pour nous renseigner sur la nature véritable des productions cytoplasmiques. Il est toujours préférable, lorsque cela est possible, d'étudier les éléments vivants, dans des conditions, si possible, normales, afin d'éliminer ainsi les chances d'altération, qui faussent les résultats.

Dans ce dernier cas, la méthode des colorations vitales¹ est appelée à rendre de grands services. Tout en permettant d'obtenir des réactions chimiques *intra-vitam*, elle contribuera certainement à résoudre les problèmes encore si nombreux, que nous pose la physiologie générale.

Il est à souhaiter que cette méthode de recherche soit de plus en plus pratiquée dans les laboratoires, car on connaît encore peu de matières colorantes capables de colorer les cellules vivantes, et l'on ne sait pour ainsi dire rien sur cette curieuse propriété². Dans un récent travail sur les glandes duodénales,

¹ On trouvera des renseignements au sujet des colorations vitales dans :

PROWAZEK. Zool. Anz., 1901.

EHRlich, KRAUSE, etc. *Encyclopädie der mikroskopischen Technik*, Bd. I. 1903.

LEE et HENNEGUY. *Traité des méthodes techniques*, etc., 3^e éd., Paris, 1903.

SAINT-HILAIRE. (77).

GALVAGNI. (26).

ANTONIN. Zeit. f. Allg. Physiol., H. N° 3-4.

LOISEL. Journ. Anat. Physiol., 1897.

HÖBER. *Physikalische Chemie d. Zelle u. d. Gewebe*, 1902.

² Le rouge Congo nous a donné de très bonnes colorations vitales des cellules de l'épithélium intestinal de *Nephelis* ainsi que des cellules péritonéales excrétrices. Nous faisons vivre les animaux en expérience, pendant plus de 45 jours dans une solution aqueuse très diluée de rouge Congo. Nous avons obtenu des résultats négatifs avec : l'alizarine sulfo-conjuguée, la fuchsine acide, le bleu de méthylène et le bleu de toluidine. Le rouge Congo présente en outre l'avantage de virer au bleu au contact des acides.

BENSLEY (2) expose une partie des méthodes microchimiques, dont nous disposons actuellement, pour déceler la présence dans les cellules glandulaires, de mucus ou de ferment. A côté de la méthode des réactions chromatiques, appliquée à l'étude des cellules vivantes, il est important de recueillir des réactions chimiques basées sur les propriétés de solubilité ou digestives des produits de sécrétion. Dans le cas de granulations de zymogène, par exemple, en plaçant les cellules vivantes dans un milieu convenable, on pourra observer sous le microscope leur autodigestion.

Le produit de sécrétion des cellules de l'épithélium cardiaque, après son expulsion dans la cavité stomacale, à l'état de mucus, se colore en bleu par l'hématoxyline. Un grand nombre de coupes, provenant de préparations au sublimé, ont été traitées par le brun de Bismarck, qui colore d'une façon intense le contenu des cellules calciformes de l'épithélium intestinal des Vertébrés. Ce réactif colore d'une façon générale, le contenu des cellules épithéliales, mais d'une façon inégale; l'intensité de la coloration varie suivant les parties de la cellule, et d'une cellule à l'autre. Ces différences correspondent à des stades différents du crinocycle.

Dans certaines cellules, le brun de Bismarck met en évidence de très fines granulations (Pl. 10, fig. 6 et fig. 10, *g*) disséminées irrégulièrement sur les travées, formant les mailles du réseau cytoplasmique; ces granulations basophiles ne se rencontrent pas à l'intérieur des mailles, qui renferment une substance parfaitement homogène, se colorant moins fortement que les granulations (fig. 10, *s*).

La double coloration à l'hématoxyline et à l'éosine ne nous a pas permis de constater la présence de ces granulations.

Elles constituent un produit de sécrétion basophile, car on les trouve accumulées, en assez grande quantité, sur le bord libre des cellules épithéliales, d'où elles sont expulsées dans la cavité stomacale (fig. 6, *g*).

Ces détails de structure présentent une analogie avec ceux que SAINT-HILAIRE (77) décrit à propos des cellules épithéliales qui tapissent les cœcums gastriques de l'Aphrodite: « Die auf fig. 67 dargestellte Zelle endlich besitzt nur ein durchsichtiges Netz, in dessen Knotenpunkten sehr kleine Körnchen sitzen, während in den Maschen nichts zu sehen ist. »

Ajoutons que les cellules épithéliales renferment en outre, incluses dans le cytoplasma, des concrétions sphériques (Pl. 11, fig. 11, *sph. sph'*) analogues à celles que nous avons observées dans les cellules péritonéales, à l'état frais, et que nous considérons comme des produits d'excrétion. Les granulations colorables par le brun de Bismarck sont en beaucoup plus grand nombre à l'extrémité de la cellule, qu'à sa base; en outre, sur son bord libre se trouve une masse de substance homogène, semblable à celle qui remplit les mailles du réseau cytoplasmique (fig. 6, *s*), et que le brun de Bismarck colore en jaune.

Les mailles du réseau cytoplasmique diminuent à mesure que l'on s'approche de la partie apicale de la cellule; leur nombre augmentant, nous aurons également dans cette portion de la cellule, un nombre plus grand de granulations nodales. Nous envisageons ces dernières comme un produit de sécrétion plasmatique, dont la présence correspond aux premiers stades de la phase d'activité des cellules glandulaires. Il est probable que ces granulations protéiques sont appelées, au cours du cycle physiologique des cellules, à se transformer en gouttelettes de ferment (oxyphiles), telles qu'on les a décrites dans les cellules de l'épithélium gastrique des Polychètes, ou en globules homogènes de mucus (basophiles), comme c'est le cas ici.

L'épithélium de la portion cardiaque de l'estomac est formé de cellules sécrétantes, du type muqueux, que l'on peut envisager comme autant de glandes unicellulaires, mais ayant conservé leur caractère épithélial.

Nous avons pu nous assurer que le produit de sécrétion des cellules épithéliales ne renferme pas de graisse ou de substances capables de réduire l'acide osmique.

Il ne se colore pas en noir par la laque ferrique, mais avec ce réactif, ainsi qu'avec presque tous les autres que nous avons utilisés, nous obtenons une coloration intense de la portion supérieure des cellules, tandis que la portion glandulaire se colore faiblement. L'épithélium de la muqueuse cardiaque d'*Au-lastoma* présente dans sa structure et ses fonctions un certain nombre d'analogies avec l'épithélium intestinal d'autres Vers, particulièrement des Chétopodes, où il a surtout été étudié.

Il ne sera pas inutile de résumer ici les connaissances acquises par nos prédécesseurs, au sujet des différenciations épithéliales de leur tube digestif.

MALAUQUIN (58) reconnaît que chez les Syllidiens l'intestin antérieur et moyen sécrètent ; il décrit dans les cellules épithéliales de ces régions un produit de sécrétion, sous forme de sphères claires, hyalines ou boules de sécrétion. Quant à sa nature chimique, l'auteur pense que ce sont des granulations de graisse ; il admet néanmoins, qu'elles exercent une action chimique sur les aliments, dans le sens d'une digestion. Outre ces données sur la nature de la sécrétion des cellules épithéliales, MALAUQUIN admet, à la suite d'observations microscopiques, que les boules de sécrétion donnent naissance à des produits de désassimilation, sous forme de petites concrétions ou sphérules réfringentes. Il est facile de les faire cristalliser en les traitant successivement par l'ammoniaque et l'acide acétique glacial : on obtient des cristaux d'urée en prismes orthorhombiques. Nous ne pouvons souscrire à l'interprétation que l'auteur donne des boules de sécrétion, que nous ne considérons pas comme un produit de sécrétion cellulaire, mais comme un produit d'excrétion dû à l'activité particulière des cellules épithéliales. On sait que

chez plusieurs espèces de Vers les cellules épithéliales de l'intestin peuvent jouer un rôle dans l'excrétion¹.

Nous avons rencontré des concrétions d'origine excrétrice dans les cellules de l'épithélium cardiaque d'*Aulastoma*. Ce sont de petites sphères très réfringentes, verdâtres, dont le diamètre ne dépasse pas 1 μ . Nous avons réussi à les colorer par le carmin boracique. On les trouve incluses dans une vacuole, creusée au sein du cytoplasma (fig. 11, *sph.*). Les cellules épithéliales de cette région de l'estomac ne fonctionnent cependant pas comme cellules excrétrices; cette fonction est dévolue aux cellules péritonéales, qui correspondent aux Chloragogènes des Oligochètes ou aux cellules acides de KOWALEWSKY, et qui, chez les Hirudiinées, forment une couche colorée, entourant la portion moyenne et postérieure du tube digestif. Nous pensons que chez *Aulastoma* une partie de l'élimination des produits d'excrétion se fait par voie intestinale.

SOULIER (86), à la suite de recherches sur l'appareil digestif d'un grand nombre de Polychètes Tubicoles, de même que MALAQUIN et HASWELL (38), arrivent à la conclusion que l'estomac et l'intestin de ces Annélides sont dépourvus de glandes muqueuses.

Au sujet du produit de sécrétion des cellules épithéliales tapissant les cæcums gastriques de l'Aphrodite (cellules sécrétrices), DARBOUX (16) ainsi que SETTI (85) parlent de gouttelettes hyalines de ferment. DARBOUX donne le nom de ferment au produit de sécrétion, qui, après traitement par l'acide osmique, se colore en rouge orangé par la safranine. Le produit de sécrétion de ces cellules ne présente pas les mêmes réactions chromatiques que celles des cellules de l'épithélium cardiaque d'*Aulastoma*. En considérant en outre, leur analogie avec les cellules de

¹ Voir à ce sujet : DARBOUX (16), RAY-LANKASTER (76), JOYEUX-LAFFUIE (45), SCHIMKEWITSCH (79), LEYDIG (54), etc.

l'épithélium stomacal d'*Hirudo*, et le fait que les glandes pyloriques d'*Aulastoma* sécrètent des ferments, nous avons de fortes raisons pour admettre que les cellules de l'épithélium de la région cardiaque de l'estomac sécrètent une substance analogue, sinon identique à la mucine. Les mêmes cellules des cæcums gastriques de l'Aphrodite ont été étudiées par SAINT-HILAIRE (77). Il ne se prononce pas sur la nature chimique de la sécrétion. Le produit de sécrétion prend naissance sous forme de granulations limitées d'abord aux travées du réseau cytoplasmique, et finissent par former, dans un stade ultérieur de la sécrétion, des vésicules claires, présentant les réactions chromatiques des grains de zymogène (coloration en noir par la laque ferrique, en rouge par la safranine et l'éosine).

La couche conjonctive de la muqueuse cardiaque (Pl. 11, fig. 11, *cc* et fig. 13, *tc*) est beaucoup moins développée que la couche épithéliale, son épaisseur ne dépasse pas 17 μ . D'après HOFFMANN (39) elle fait défaut chez *Malacobdella*, dont la paroi stomacale n'est formée que par une couche de cellules épithéliales, qui seraient immédiatement entourées par le parenchyme de la cavité du corps; les cellules épithéliales sont très élevées (30 sur 4 μ) et portent des cils vibratiles¹. La tunica propria de la muqueuse cardiaque renferme des fibres musculaires lisses. Nous avons des fibres à direction circulaire (fig. 11 et fig. 13, *fmc*), faisant immédiatement suite à la couche épithéliale, mêlées à des fibres à direction longitudinale (*fm ℓ*). Les unes et les autres ne forment pas de couche distincte et ne présentent aucune régularité dans leur ordonnance. Les parois stomacales sont entourées

¹ GALVAGNI (26) décrit aussi un épithélium cylindrique à cils vibratiles dans l'estomac d'un Archiannelide. Notons ici que la présence de cellules ciliées dans l'estomac ferait supposer qu'elles sont à la fois vibratiles et glandulaires, comme PRENANT (70) l'admet à propos des cellules intestinales de la Douve du foie. On sait qu'au cours de son développement ontogénétique, avant l'apparition de cellules caliciformes et de glandes, l'épithélium intestinal des Vertébrés est homogène et présente des cellules ciliées.

de gros vaisseaux sanguins, dans le voisinage desquels on rencontre des cellules péritonéales (fig. 11, *ce*), de nature conjonctive, que BOURNE (6) envisage comme un reste de l'épithélium coelomique primitif, et que plusieurs autres auteurs, en particulier BRANDT (8), envisagent comme étant de nature hépatique¹.

Dans la paroi stomacale, aussi bien dans la couche conjonctive que dans l'épithélium, nous avons rencontré de nombreuses cellules migratrices remplies de granulations (fig. 11, *cm*, *cm'*). Ce sont des amibocytes, dont la signification physiologique est très variable. En général, ils possèdent la propriété de phagocytose, c'est-à-dire d'incorporer des substances de nature et de provenance très diverses. Plusieurs de ces cellules sont chargées de débarrasser le sang des produits de désassimilation, que l'on trouve en grande quantité dans les cellules péritonéales.

Nous avons rencontré des amibocytes dans les vaisseaux sanguins, ainsi que dans les excrétophores. D'autres cellules migratrices, au contraire, absorbent des substances nutritives pour les porter dans le sang, et jouent un rôle dans l'absorption intestinale.

Les amibocytes coelomiques contribuent enfin à éliminer les produits d'excrétion par voie intestinale. Des injections physiologiques de poudres inertes constituent, soit dit en passant, la meilleure méthode pour déterminer les points d'absorption du tube digestif, ainsi que la voie par laquelle sont éliminés les produits de désassimilation.

¹ Cet auteur admet que les cellules péritonéales se sont transformées en cellules hépatiques. Cette opinion ne repose que sur le fait que ces cellules avoisinent le tube digestif et qu'elles renferment des grains de pigment. De même les cellules chloragènes ont été comparées par SCHNEIDER (80) aux éléments du foie des Vertébrés. Dans l'un comme dans l'autre cas, ces auteurs ne fournissent aucune preuve expérimentale à l'appui de leur thèse, qui a été combattue, en ce qui concerne les Hinudiées, par GRATIOLET (34), LEYDIG (34) et RAY-LANKASTER (75).

VII. — HISTOLOGIE DE LA PORTION PYLORIQUE DE L'ESTOMAC.

La portion pylorique de l'estomac diffère de la portion cardiaque, non seulement par son revêtement épithélial, mais encore par la présence de véritables glandes¹. L'épithélium de la muqueuse pylorique est formé par des cellules pyramidales (Pl. 10, fig. 4 et fig. 5), rappelant les cellules caliciformes, et dont la structure ne diffère pas essentiellement de celle des cellules épithéliales du cardia. Entre ces éléments est intercalée une deuxième sorte de cellule différenciée en vue d'une fonction déterminée et que nous envisageons comme une véritable glande unicellulaire (fig. 9, *gs*).

Le type des éléments que nous rencontrons dans l'épithélium de la portion pylorique de l'estomac est représenté par des cellules qui rappellent beaucoup les cellules caliciformes de l'épithélium intestinal des Vertébrés, sans en posséder la structure. HOFFMANN (40) est le seul auteur, à notre connaissance, qui ait décrit des cellules caliciformes dans l'épithélium intestinal des Hirudinées. D'après lui, entre les cellules de l'épithélium intestinal de la Clepsine, sont intercalées de nombreuses cellules caliciformes; ses observations sont en désaccord avec celles d'autres auteurs et en particulier de BRUMPT (41).

Nous pouvons distinguer dans les cellules de l'épithélium pylorique, une portion glandulaire (zone externe) et une portion supérieure (zone interne). La première (Pl. 10, fig. 4 et fig. 5, *pg*) entoure le noyau et occupe la partie basale, effilée de la cellule; elle se colore vivement dans les réactifs. La seconde (fig. 4 et fig. 5, *ps*) occupe la partie apicale de la cellule et se colore faiblement. La façon différente dont se comportent les deux portions

¹ C. SPIESS. *Sur les différenciations épithéliales du tube digestif de Hemopsis sanguisuga*. C. R. de la Société de Biologie, séance du 30 avril 1904, p. 698-699.

de la cellule, vis-à-vis des réactifs, fait supposer que son contenu subit des modifications chimiques auxquelles sont dues ces particularités chromatiques ¹. Le cytoplasma est réduit, dans sa totalité, à l'état d'un réseau, dont les mailles sphériques mesurent $1,7 \mu$. et renferment une substance homogène oxyphile (fig. 5, *s*). Chaque cellule possède un noyau ovale, occupant sa partie basale et se colorant vivement par l'hématoxyline.

La hauteur des éléments de l'épithélium pylorique varie entre 17 et 20 μ . et leur largeur est de 5,1 μ ; leur extrémité libre n'est limitée par aucune formation cuticulaire.

Le produit de sécrétion des cellules épithéliales du pylore, se présente sous la forme de gouttelettes (fig. 5, *pse*), qui sont expulsées dans la cavité stomacale par rupture des mailles du réseau cytoplasmique, et que l'on trouve accumulées sur le bord de la cellule. Elles sont formées par une substance homogène, qui présente un grand nombre des réactions, dont nous disposons actuellement pour révéler la présence de cellules zymo-poiétiques. Nous allons les exposer brièvement sans vouloir par là, les envisager comme un critérium absolu de la signification physiologique de ces cellules ².

¹ Ces cellules fonctionnent comme des glandes holocrines; leur structure rappelle celle des cellules muqueuses de l'épithélium stomacal des Vertébrés, décrites chez l'homme par ZIMMERMANN et OSAWA.

² D'une manière très générale, nous pensons pouvoir résumer comme suit, l'état actuel de nos moyens d'investigation dans l'étude des cellules glandulaires. Les résultats ainsi obtenus seront confirmés ou infirmés par les progrès de la physiologie générale. Les cellules glandulaires présentent, vis-à-vis des matières colorantes, des réactions caractéristiques qui nous permettent, jusqu'à un certain point, de déterminer la nature de leur sécrétion, en nous basant pour cela sur les mêmes réactions chromatiques qu'elles partagent avec le produit de sécrétion des cellules glandulaires, dont la physiologie nous est connue. Ainsi, un grand nombre d'expériences nous permettent de confirmer les vues de plusieurs auteurs à l'égard de la détermination des cellules glandulaire du type muqueux. Ces cellules présentent du mucigène, qui, à l'état de *mucine*, se colore vivement par les anilines basiques (hématoxyline), rarement par le carmin boracique. Au contraire, les cellules glandulaires du type séreux, *zymo-poiétiques* présentent des granulations protéiques qui se colorent vivement par les anilines acides (éosine) et par le carmin boracique.

Traitées par le bleu de toluidine¹ les cellules présentent une réaction très caractéristique; la portion périnucléaire de la cellule se colore très vivement en bleu (basophilie), tandis que la portion supérieure prend une teinte verdâtre (Pl. 11, fig. 14, *pg, ps*). Chez *Nephelis*, GRAF (32) a également obtenu une réaction analogue en employant le carmin et le vert de méthyle; ces réactifs ne colorent que la base des cellules de l'épithélium intestinal.

Le produit de sécrétion extravasé dans la cavité stomacale prend avec le bleu de toluidine, une coloration d'un beau vert émeraude; il partage cette propriété avec le produit de sécrétion des glandes pyloriques. On sait que c'est là une métachromasie que présentent les grains de la substance zymogène des cellules à ferment.

D'après SCHNEIDER (82), les granulations des cellules principales des glandes gastriques, arrivées à un certain stade du crinocycle, se colorent en vert par le bleu de toluidine²; il décrit en outre, une réaction analogue à propos des cellules glandulaires du pancréas. Si nous ajoutons foi aux réactions chromatiques, il faut bien admettre que la nature chimique du produit de sécrétion des cellules de l'épithélium est semblable, sinon identique, à celui des cellules à ferment.

Pour ce qui concerne le bleu de toluidine, nous n'avons constaté dans aucun cas, la réaction du mucus, qu'il colore en violet. Si l'on traite les cellules par le carmin boracique, on obtient une coloration très vive du produit de la sécrétion, surtout après que celui-ci a été expulsé de la cellule. Dans les mêmes conditions le mucus présente une réaction négative, qui constitue un carac-

¹ Toutes nos observations ont été recueillies sur des cellules préalablement fixées par un mélange de formol et d'alcool.

² Les cellules de l'épithélium pylorique présentent une réaction absolument semblable; leur partie basale, où se forme le produit de la sécrétion, se colore en bleu (fig. 14), tandis que dans leur partie distale, le produit de sécrétion arrivé à l'état de maturité se colore en vert.

tère microchimique important du mucus; le carmin boracique colore au contraire d'une façon énergique les granulations de la zone interne des cellules glandulaires du pancréas.

Le produit de sécrétion reste incolore dans le mucicarmin de MAYER. On sait que le mucus possède une très grande affinité chromatique pour ce réactif, qui le colore d'une façon très élective.

Nous possédons des coupes de l'intestin grêle de l'homme, colorées au mucicarmin, dans lesquelles le produit de sécrétion des cellules caliciformes, à l'extérieur et à l'intérieur des cellules est vivement coloré, tandis que la cellule est incolore; ces préparations proviennent de l'Institut anatomique de l'Université de Marburg, nous les devons à l'obligeance de M. le professeur ZUMSTEIN.

L'emploi de ce même réactif a été préconisé par BENSLEY (2) pour la mise en évidence du mucus.

L'éosine ¹ colore le produit de sécrétion en rouge (oxyphilie), tandis qu'il reste incolore dans l'hématoxyline, qui donne à la portion basale des cellules une légère coloration violette. Ce dernier réactif basique colore fortement le mucus (STÖHR, HEIDENHAIN).

Le produit de sécrétion noircit par l'hématoxyline ferrique, réaction caractéristique des grains de zymogène (BENSLEY,

¹ Ce composé tétrabromé de la fluorécéine est envisagé, au point de vue de ses réactions chromatiques, comme un colorant acide.

Il colore les granulations protéiques des *cellules séreuses*. Malgré cette propriété, que l'éosine partage avec la plupart des anilines acides, nous ne pouvons le considérer comme un colorant spécifique de la substance zymogène. Tout ce que l'on peut dire dans l'état actuel de nos connaissances sur la sécrétion des enzymes, c'est que l'éosine colore en rouge les granulations des *cellules à ferment*, préalablement fixées par les solutions mercuriques. Nous avons observé que l'éosine colore, dans les cellules vivantes, les grains de zymogène en violet. Ceci à titre d'exemple du désaccord obtenu dans les résultats à la suite de l'emploi des réactifs. Un ensemble imposant de faits viennent confirmer l'importance de l'étude des éléments vivants; nous pensons que c'est de cette manière seulement que la physiologie générale pourra tirer le plus de profit de l'étude des cellules glandulaires.

SCHNEIDER); ce réactif en outre, colore avec une grande intensité le noyau des cellules ainsi que les différentes formations ergastoplasmiques.

La couche conjonctive de la muqueuse pylorique présente une épaisseur de 17 μ . La disposition de sa musculature est la même que dans la portion cardiaque de l'estomac. Nous avons, sous l'épithélium, des fibres musculaires à direction circulaire, mélangées à des fibres à direction longitudinale (Pl. 10, fig. 9). Une couche de fibres circulaires limite extérieurement la paroi stomacale; elles sont immédiatement entourées par les cellules péritonéales. L'ordonnance des fibres musculaires dans le chorion de la muqueuse pylorique, justifie le nom d'enveloppe conjonctivo-musculaire, que lui ont donné quelques auteurs; ajoutons qu'on y rencontre de nombreux vaisseaux sanguins. Nous avons obtenu une jolie métachromasie avec le bleu de toluidine, qui colore les fibres musculaires en rose.

VIII. — GLANDES PYLORIQUES.

Les cellules de la muqueuse pylorique se sont différenciées en glandes unicellulaires. Loin d'être homogène, l'épithélium de la muqueuse gastrique d'*Aulastoma* présente, dans sa portion pylorique, une différenciation en éléments glandulaires, qui ont perdu leur caractère épithélial, et que nous envisageons comme la première ébauche des formations glandulaires, que présente la muqueuse intestinale, au cours de son développement phylogénétique.

Il est certain que les glandes intestinales sont des formations secondaires, ainsi que nous le montre l'étude ontogénétique et phylogénétique du tractus intestinal.

Les glandes pyloriques d'*Aulastoma* rappellent les cellules glandulaires, que WIRÉN (101) décrit dans l'épithélium cardiaque des Térébelliens et d'*Amphitrite affinis*. Ce sont des cellules glandu-

laïres typiques, disséminées irrégulièrement entre les cellules épithéliales. Les glandes pyloriques présentent la forme générale des glandes unicellulaires, qui sont très répandues chez les Invertébrés, et qui sont représentées par la cellule caliciforme, dans l'épithélium intestinal des Vertébrés.

Ce sont des cellules piriformes (Pl. 10, fig. 9, *gs* et Pl. 11, fig. 15), présentant, comme leur nom l'indique, une base renflée en forme de vésicule, reposant au sein du stratum conjonctif de la muqueuse pylorique.

La portion proximale représente le *corps* de la glande (fig. 15, *cg*) large de 11 μ , tandis que la portion distale forme son *canal excréteur* (*ce*), dont la longueur est d'environ 11 μ . Entre ces deux parties de la glande se trouve une portion rétrécie, le *col* (*c*). La longueur totale de la glande dépasse rarement 34 μ .

Dans l'épithélium stomacal de plusieurs Planaires, LANG (47) et HALLEZ (36) ont décrit des cellules arrondies, piriformes, mais dont la portion en forme de vésicule, occupe leur extrémité libre; cette portion de la cellule peut en outre, présenter des prolongements pseudopodiques, qui lui donnent une signification physiologique particulière. On a décrit dans l'épithélium intestinal des Planaires, et particulièrement chez *Dendrocoelum lacteum*, des cellules amœbiformes dont le cytoplasma renferme des sphérules réfringentes, des vacuoles et des grains variés, qui sont des particules alimentaires absorbées par phagocytose. Nous relatons ces faits, qui ont une importance au point de vue de l'évolution de la fonction digestive, dont le caractère primitif (digestion intracellulaire¹) semble se retrouver chez les Méta-zoaires, et constitue chez eux, un exemple de l'indépendance fonctionnelle des éléments histologiques.

Avant de décrire les glandes pyloriques d'*Aulastoma*, nous

¹ On trouvera des renseignements à ce sujet dans les ouvrages de METSCHNIKOFF (59, 60, 61, 62, 63).

voulons résumer ici, les connaissances déjà acquises sur les différenciations glandulaires de la muqueuse intestinale des Vers, et particulièrement des Hirudinées.

LEUCKART (51) est le seul auteur qui ait fait allusion à l'existence de glandes dans la paroi intestinale d'*Aulastoma*; il parle de « zahlreiche rundliche Drüsensäcke », mais sans en reconnaître la véritable signification. Il les envisage comme étant des cavités formées par les plis de la paroi intestinale et recouvertes par l'épithélium.

Nos observations nous ont permis de constater que les sacs glandulaires de LEUCKART ne sont autre chose que le corps de glandes unicellulaires, intercalées entre les cellules épithéliales de la portion pylorique de l'estomac, et que l'on retrouve également dans la muqueuse intestinale.

En section transversale, c'est-à-dire dans le cas où la coupe est perpendiculaire à l'axe de la cellule, le corps glandulaire seul visible apparaît sous la forme d'une vésicule ovoïde, qui pouvait facilement donner lieu à la confusion de LEUCKART. La présence de glandes pluricellulaires dans la paroi intestinale des Hirudinées, a été admise par quelques auteurs. Au sujet d'*Hæmadipsa*, LEUCKART admet que sa paroi intestinale renferme de telles formations.

Entre les cellules épithéliales de la portion moyenne et postérieure du tube intestinal, HOFFMANN (39) décrit chez *Malacobdella*, des glandes unicellulaires très allongées, renfermant des granulations colorées, qui donnent au tube digestif une coloration jaune ou verte. L'auteur ne donne d'ailleurs aucune description de ces éléments qui semblent faire partie des cellules péritonéales.

Des glandes pluricellulaires acineuses simples bien caractérisées ont été signalées d'abord par VAILLANT (93) puis par DUTILLEUL (47) dans la muqueuse intestinale de *Pontobdella*. Sur toute l'étendue de l'intestin (portion gastro-iléale) VAIL-

LANT décrit des glandes, résultant d'un refoulement en dedans des deux couches de la muqueuse.

La description que l'auteur donne de ces glandes est peu précise, résultant de l'impropriété de ses expressions ; il ne mentionne pas l'existence de cryptes, dont la présence caractérise les glandes intestinales proprement dites. Il ne donne en outre, aucune description de l'épithélium, dont les plis peuvent dans bien des cas, simuler de pareilles formations.

D'après son mémoire, nous ne savons pas si les glandes acineuses signalées par VAILLANT, sont bien le résultat d'une différenciation de l'épithélium superficiel en cellules glandulaires, tapissant un véritable acinus, et aboutissant ainsi, à la formation d'une glande intestinale pluricellulaire. DUTILLEUL mentionne aussi l'existence, dans la muqueuse intestinale, d'acini glandulaires, mais il n'en donne aucune description.

Dans son mémoire sur *Pontobdella*, LEYDIG (53) ne nous donne aucun renseignement sur la constitution histologique de son tube digestif ; il se contente de le comparer à celui de *Piscicola* et de la Clepsine.

Dans l'intestin de *Piscicola*, le même auteur (52) décrit des cellules particulières, souvent entourées par une capsule commune, et qu'il envisage comme des glandes intestinales ; leur contenu est représenté par des vésicules et des gouttelettes de nature albuminoïde, colorées en jaune.

Le tube digestif de *Branchiobdella* a été comparé par LEYDIG (53), à celui de *Piscicola* ; de QUATREFAGES (73) ne fait pas de distinction entre l'estomac et l'intestin ; de même que LEYDIG, il ne donne aucun détail sur sa structure.

Chez *Batrachobdella*, VIGUIER (96) admet l'existence d'éléments glandulaires dans la paroi de la portion axiale de son canal alimentaire.

L'épithélium intestinal des Annélides Polychètes a donné lieu à un assez grand nombre de travaux, plus ou moins importants,

dont on trouvera l'indication dans un ouvrage récent de BRASIL (10). Notons seulement ceux d'entre eux qui présentent un intérêt général au point de vue des différenciations glandulaires de l'épithélium intestinal.

Des formations analogues aux glandes pyloriques d'*Aulastoma* ont été décrites par WIRÉN (101) dans l'épithélium stomacal de plusieurs Polychètes sédentaires. D'après la nature et l'ordonnance des éléments de l'épithélium, il distingue dans l'estomac deux régions nettement distinctes l'une de l'autre : une région antérieure faisant suite à l'œsophage, qu'il appelle « Körtelmagen », et une région postérieure, « Chitinmagen », située avant l'intestin et moins développée que la précédente.

Dans la première, l'épithélium est formé par des cellules cylindriques élevées, à cuticule et cils vibratiles, entre lesquelles sont intercalées irrégulièrement des glandes unicellulaires, du type muqueux. Dans la seconde, l'épithélium présente des cellules cylindriques, à cuticule très épaisse, formant un véritable plateau. L'intestin est tapissé par un épithélium semblable à celui du « Körtelmagen » ; il en est de même de l'œsophage, mais ici les glandes sont plus nombreuses.

Dans son travail sur les Annélides tubicoles, SOULIER (86) décrit dans l'épithélium œsophagien des Serpuliens, à côté de cellules ciliées, de nombreuses cellules glandulaires ovales ou fusiformes. Ce sont des éléments producteurs de mucus.

Sur le reste de l'épithélium intestinal, de semblables formations n'ont été observées par l'auteur, que dans la portion rectale de l'intestin. Le reste du tractus présente un épithélium formé de cellules prismatiques élevées, à cils vibratiles et pourvues d'un plateau.

Dans l'œsophage de plusieurs Annélides, GRABER (29) décrit des glandes muqueuses, dont les cellules sont contenues dans un « schlauchförmiger Follikel » ; sa description manque de précision.

L'épithélium intestinal des Syllidiens joue également d'après

MALAQUIN (58), un rôle sécréteur: il conteste, ainsi que HASWELL (38), la nature glandulaire du ventricule, qui était envisagé comme un estomac glandulaire. Chez tous les Syllidiens, la paroi intestinale est réduite à sa plus simple expression; elle consiste en une couche épithéliale revêtue extérieurement par un endothélium péritonéal. La portion intestinale du tube digestif étant glandulaire, doit jouer le rôle d'un estomac.

Nous avons là encore un exemple du fait que nous ne pouvons acquérir une conception juste d'un organe, indépendamment de la connaissance de sa structure et de ses fonctions. L'histologie comparée de l'appareil digestif des Hirudinées nous montre qu'un organe peut subir d'importantes modifications au cours de son évolution phylogénétique; citons seulement leur prétendu foie, ainsi que leur pseudo-estomac (estomac-réservoir).

L'épithélium gastrique des Polynoïniens renferme d'après HASWELL (37), des cellules glandulaires, ovoïdes, à ferment.

On trouvera également des renseignements sur l'épithélium gastrique des polychètes dans les ouvrages de SELENKA (84) et de FAUVEL (23). L'épithélium intestinal d'*Aphrodite aculeata* L. a été étudié successivement par DARBOUX (46) SETTI (35) et SAINT-HILAIRE (77). Ces auteurs sont d'accord sur la nature glandulaire de ses éléments. SETTI décrit des cellules dilatées en forme de massues à contenu granuleux, qui correspondent aux « cellules sécrétrices » de DARBOUX et aux « cellules claviformes » que BRASIL décrit dans la région antérieure du tube digestif de la Pectinaire. Le produit de sécrétion de ces cellules présente les réactions microchimiques caractéristiques des grains de zymogène. Il semble que le polymorphisme présenté par ces cellules glandulaires traduise les différents stades du crinocycle¹. Les fines granulation cytoplasmiques aboutissent dans un stade ultérieur de la sécrétion aux gouttelettes de ferment.

¹ Voir dans le traité de PRENANT, BOUIN et MAILLARD (71), les idées exposées au sujet du mécanisme de la sécrétion des cellules glandulaires.

BRASIL (10) décrit plusieurs sortes d'éléments glandulaires dans l'épithélium de l'intestin moyen de la Pectinaire. A côté de cellules ciliées, la portion antérieure présente des cellules glandulaires « glandes claviformes ». Dans la portion postérieure de l'intestin moyen, il décrit des cellules glandulaires à ferment, présentant une bordure en brosse typique. Comme DARBOUX à propos des cacums gastriques de l'Aphrodite, il constate que l'intestin moyen remplit les fonctions d'un foie, et que la fonction hépatique est encore diffuse le long de cette portion du tractus.

Les dénominations données par l'auteur aux différentes parties du tube digestif, peuvent donner lieu à des confusions. Ajoutons qu'il s'applique particulièrement à démontrer la participation du noyau dans les phénomènes de la sécrétion.

Nous constatons l'accord général des auteurs qui ont décrit les éléments glandulaires de l'épithélium intestinal des Oligochètes.

WILLEM et MINNE (99) décrivent dans l'épithélium stomacal du Lombric des éléments appartenant à deux types distincts : des « cellules ciliées » et des « cellules en massues ». A la suite de recherches microchimiques et physiologiques, ces auteurs concluent que les cellules en massues renferment des sphérules donnant naissance à des ferments digestifs. Ces éléments représentent le type d'une cellule épithéliale différenciée en glande unicellulaire, dans le but spécial de sécréter des ferments digestifs, comme c'est le cas des glandes pyloriques d'*Aulastoma*.

De même SCHNEIDER (82) décrit les mêmes cellules chez *Eisenia rosea*, sous le nom de « Eiweisszellen » ; les cellules ciliées correspondent à ses « Nährzellen ».

Les éléments glandulaires de l'épithélium intestinal d'*Allolobophora terrestris* ont été décrits par PRENANT, BOUIN et MAILLARD (71) sous le nom de « cellules à ferments ».

L'épithélium intestinal des Annélides limicoles a été étudié

par WIRÉN (102) et VIGNON (95); ce dernier figure des cellules de l'épithélium intestinal d'*Arenicola piscatorum*.

Dans sa Monographie des Capitellides, EISIG (21) passe en revue l'appareil digestif de plusieurs représentants de ce groupe; il décrit des cellules intestinales qui jouent un rôle actif dans la sécrétion de liquides digestifs.

A côté des Annélides, des cellules glandulaires ont été constatées dans l'épithélium stomacal d'un grand nombre de Planaires, par MÜLLER (65), LANG (47), BÖHMIG (4), etc. Elles peuvent présenter des divergences quant à leur forme, mais représentent toujours la première ébauche des glandes muqueuses, telles que nous avons appris à les connaître chez la plupart des Vertébrés.

Chez *Aulastoma* la répartition des éléments de l'épithélium stomacal n'est pas uniforme; à côté des cellules épithéliales glandulaires de la portion cardiaque et pylorique de l'estomac, et qui rappellent jusqu'à un certain point les cellules épithéliales superficielles de la muqueuse gastrique des Vertébrés, nous avons des cellules glandulaires, représentant de véritables glandes unicellulaires.

Les glandes pyloriques d'*Aulastoma* sont représentées par des cellules d'un type spécial, disséminées irrégulièrement entre les cellules épithéliales (Pl. 10, fig. 9).

Ce sont des glandes holocrines. Le cytoplasma est réduit dans sa totalité, à l'état d'un réseau (Pl. 10, fig. 8 et Pl. 11, fig. 15, *rc*), entre les mailles duquel se trouve le produit de la sécrétion, sous forme de gouttelettes homogènes éosinophiles, et que la laque ferrique noircit.

Une partie des remarques que nous avons présentées à propos des cellules glandulaires de l'épithélium pylorique, s'appliquent à ces éléments, notamment en ce qui concerne la multiplicité d'aspects qu'elles peuvent présenter suivant les différents stades du crinocycle.

Sur les fines travées du réseau cytoplasmique se trouvent des granulations de grosseur variable (fig. 8 et fig. 15, *gp*), qui ne se colorent pas par le bleu de toluidine; elles présentent, en général, les mêmes affinités chromatiques que la substance homogène qui remplit les alvéoles cytoplasmiques.

Les granulations peuvent faire défaut dans le canal excréteur de la glande, tandis que le réseau cytoplasmique est toujours visible. De semblables granulations appartenant au réseau cytoplasmique, ont été décrites par LANGLEY (48) dans les cellules adénomorphes des glandes gastriques.

La présence ou l'absence de ces granulations est d'une grande importance pour comprendre le mécanisme de la sécrétion de ces cellules. Elles naissent dans la région périnucléaire de la cellule, et dans le premier stade de la sécrétion, sont disséminées sur les travées protoplasmiques. Dans un stade plus avancé de la sécrétion, elles grossissent, se fusionnent et contribuent à former les globules homogènes, qui remplissent les alvéoles cytoplasmiques et qui constituent le produit définitif de la sécrétion.

On sait que dans les cellules à ferment les granulations protéiques naissent de formations figurées (*Nebenkerne*, filaments basaux, etc.) d'origine nucléaire, auxquelles GARNIER (28) a donné le nom d'*ergastoplasma*.

Les granulations nodales (*prozymogène*) qui avoisinent la région périnucléaire, sont basophiles; elles présentent les mêmes réactions chromatiques que la chromatine nucléaire ainsi que les formations *ergastoplasmiques*.

Les grosses granulations (*zymogènes*) ainsi que le contenu des mailles du réseau sont, au contraire, oxyphiles (coloration par la fuchsine acide). Nous voyons par là, que les cellules glandulaires sont plus ou moins oxyphiles ou basophiles, suivant la phase de repos ou d'activité, dans laquelle elles se trouvent.

C'est un fait maintenant acquis, que la façon très différente

dont se comportent les cellules glandulaires, vis-à-vis des réactifs, résulte d'un état fonctionnel particulier¹.

Les glandes pyloriques ainsi que les cellules épithéliales sont dépourvues de revêtement pariétal; le cytoplasma limite lui-même le bord libre des cellules, en sorte que le produit de la sécrétion s'écoule dans la cavité stomacale par simple rupture de ses alvéoles. Nous n'avons pas constaté la présence de cils vibratiles, admis par BOURNE (6) dans le canal alimentaire d'*Aulastoma*.

Pendant leur phase d'activité, le noyau des glandes pyloriques présente d'importantes métamorphoses. La chromatine nucléaire diminue, par contre le nombre des nucléoles augmente, tandis que le noyau lui-même a l'air de se dissoudre (Pl. 11, fig. 15, N). Il finit par se résoudre en un certain nombre de globules basophiles, que la laque ferrique met particulièrement bien en évidence (Pl. 10, fig. 8, ag). Nous n'avons jamais constaté dans le cytoplasma, la présence simultanée de ces globules (fragments nucléaires) et du noyau.

Des faits analogues ont été décrits par SAINT-HILAIRE, BRASIL, VIGNON, HAIDENHAIN, RAWITZ, NUSSBAUM, etc., pendant la phase d'activité d'un grand nombre de cellules glandulaires. Les métamorphoses nucléaires que l'on désigne sous le nom général de chromatolyse, aboutissent à la formation d'un ergastoplasma intracytoplasmique, qui doit servir à l'élaboration du produit de la sécrétion, et qui caractérise la phase d'activité de la cellule glandulaire. D'après BRASIL (10), le nucléole plus la chromatine nucléaire donnent naissance aux grains zymogènes. Dans les glandes pyloriques, nous n'avons jamais observé de noyau pendant la phase de repos des cellules glandulaires. A l'état de repos, les cellules ne présentent jamais de formations ergastoplasmiques, généralement basophiles (colora-

¹ Nous supposons naturellement que l'examen des réactions chromatiques porte sur des éléments de même nature, observés dans des conditions identiques.

tion par la laque ferrique et le bleu de toluidine), mais un grand nombre de granulations oxyphiles, zymogènes (fig. 15, *gp*), occupant les travées du réseau cytoplasmique, dont les mailles renferment le produit de la sécrétion arrivé à l'état de maturité (coloration en rouge par la fuchsine acide). Ce dernier se présente sous la forme de gouttelettes, que l'éosine colore en rouge vif et que la laque ferrique teint en noir.

Le produit de la sécrétion prêt à être expulsé, et dont la présence caractérise la phase de repos de la cellule glandulaire, présente des réactions microchimiques qui varient suivant les parties de la cellule. Nous avons recueilli avec le bleu de toluidine un grand nombre d'observations qui nous ont permis de constater que les premiers produits (basophiles) de l'activité sécrétoire deviennent peu à peu oxyphiles et présentent en outre les réactions des grains zymogènes caractérisés. Ce réactif colore en bleu foncé la portion basale de la cellule, tandis que le canal excréteur, qui forme sa portion supérieure, se colore en vert, avec une plus ou moins grande intensité. Si nous ajoutons que dans le canal excréteur le réseau cytoplasmique est toujours dépourvu de granulations, tandis que ses mailles renferment une substance homogène, présentant les métachromasies des grains zymogènes, il nous faut bien admettre que cette partie de la glande renferme le produit actif de la sécrétion, arrivé à l'état parfait (télocrinomène). Les glandes pyloriques sécrètent une substance présentant les réactions microchimiques, qui nous servent actuellement à caractériser les grains zymogènes. Elle se colore en rouge par l'éosine, en noir par la laque ferrique.

D'après OPPEL¹ l'éosine colore en rouge les granulations de la zone interne des cellules glandulaires du pancréas; la laque ferrique, d'après SCHNEIDER (82) noircit les mêmes granulations,

¹ OPPEL, A. *Loc. cit.*, p. 607.

ainsi que celles des cellules séreuses à ferment des glandes salivaires. BENSLEY (2) a obtenu, en outre, les mêmes réactions avec les cellules des glandes gastriques.

Nous devons ajouter que les résultats obtenus par les moyens dont nous disposons actuellement pour révéler l'existence de ferment à l'intérieur des cellules, doivent être si possible corroborés par les résultats obtenus par les méthodes physiologiques.

La nature chimique des corps que nous désignons sous le nom général de ferments solubles, est encore trop peu connue pour qu'il nous soit possible actuellement de les reconnaître d'une manière certaine, par d'autres méthodes que par celles de la physiologie.

Ces remarques s'appliquent également à l'étude du mucus des cellules glandulaires.

Les appendices pyloriques possèdent une structure identique à celle du pylore, ce qui nous dispensera d'en donner une description.

IX. — HISTOLOGIE DE L'INTESTIN.

A partir du sphincter pylorique, jusqu'au niveau du rectum, la muqueuse intestinale est caractérisée par la présence de nombreux plis, très accentués, à direction oblique, formant la « valvule spiroïde » de GRATIOLET. Ce repli valvulaire est destiné à augmenter la surface d'absorption intestinale.

Le plan fondamental de structure de la muqueuse intestinale ne diffère pas essentiellement de celui de la muqueuse pylorique. Sur toute son étendue, la muqueuse intestinale présente des glandes, qui sont semblables aux glandes pyloriques, mais en nombre plus considérable. L'épithélium intestinal est formé par des cellules cylindriques ou plutôt cylindro-coniques de nature glandulaire, dont la base est effilée et dont l'extrémité distale est limitée par un plateau strié (Pl. 11, fig. 19, *ce*).

Elles mesurent $31,6\mu$ de hauteur sur $6,8\mu$ de largeur (prise dans la portion supérieure de la cellule).

Nous avons pu nous assurer, à l'aide de forts grossissements, que la striation transversale du plateau est due à la présence de fins bâtonnets (fig. 17, *b*), formant une véritable bordure en brosse analogue à celle que BRASIL (40) décrit dans les cellules à ferment de l'épithélium intestinal de la Pectinaire.

Au milieu de chacun des bâtonnets de la brosse, il existe une granulation basilaire, que nous avons mise en évidence par la laque ferrique. Ces granulations sidérophiles (fig. 17, *g*) sont très rapprochées les unes des autres, en sorte qu'elles paraissent former une ligne continue, divisant le plateau en une zone interne et externe (fig. 19).

Une structure analogue a été décrite par SCHNEIDER (82) dans les cellules épithéliales de l'intestin d'*Eisenia rosea* et par FRENZEL (25) dans les cellules de l'épithélium intestinal des Echinodermes, avec cette différence que chez *Aulastoma* les cellules à plateau ne portent pas de cils vibratiles.

Dans plusieurs cellules, la bordure en brosse peut faire défaut (Pl. 11, fig. 18). Nous considérons ce fait comme un cas de dislocation physiologique dans le but de permettre l'expulsion du produit de sécrétion. La bordure en brosse s'interrompt au niveau du canal excréteur des glandes intestinales.

Les cellules de l'épithélium intestinal d'*Aulastoma* présentent donc une bordure en brosse bien caractérisée, formant un plateau strié par le fait que les bâtonnets sont plongés dans une gangue hyaline, qui est un épaissement de la cuticule cellulaire; cette dernière se laisse facilement colorer par l'éosine. Malgré leur nature franchement épithéliale, les cellules cylindro-coniques de l'épithélium intestinal fonctionnent comme des cellules glandulaires. Leur cytoplasma est constitué par un réseau protoplasmique basophile (fig. 17, *rc*), dont les alvéoles renferment une substance homogène oxyphile (*ps*). La cellule renferme un beau

noyau ovale, situé à mi-hauteur de son corps et qui montre un réseau de chromatine avec un seul nucléole de très grande dimension (fig. 17, *N*, *n*). Le matériel de la sécrétion subit d'importantes modifications dans sa nature chimique, au cours de son évolution.

Dans la région périnucléaire, le produit de sécrétion se colore fortement par les réactifs basiques (thionine, hématoxyline), et souvent avec une telle intensité qu'il n'est plus possible de distinguer le réseau cytoplasmique. La partie apicale de la cellule (fig. 17, *pa*) présente au contraire, une grande affinité pour les réactifs acides.

La paroi intestinale est essentiellement formée par une membrane de tissu conjonctif très dense, présentant avec la couche épithéliale une épaisseur de 40-50 μ .

Le stratum conjonctif de la muqueuse intestinale renferme des fibres musculaires lisses différenciées. (Pl. 11, fig. 18 et fig. 19, *fml*, *fmc*) c'est-à-dire que le cytoplasma musculaire présente une zone corticale formée par des fibrilles contractiles, que l'éosine met bien en évidence, et une zone médullaire, granuleuse, renfermant le noyau. Nous avons une couche externe de fibres à direction circulaire, contre laquelle sont appliquées les cellules péritonéales (fig. 19, *cp*), et une couche de fibres internes à direction longitudinale. Ces dernières se rencontrent immédiatement sous l'épithélium.

La tunica propria de la muqueuse intestinale, qui, à elle seule, forme la totalité de la paroi intestinale, est caractérisée par la présence de glandes. Les parois intestinales sont plus riches en vaisseaux que celles de l'estomac; ils ont été déjà signalés par GRATIOLET (34) et SAINT-LOUP (78).

La couche conjonctive de la muqueuse prend part à la formation du repli valvulaire que l'on aperçoit à la surface extérieure des parois intestinales, sous la forme d'un sillon, après avoir injecté le tube digestif.

Entre les éléments du tissu conjonctif, on rencontre des cellules migratrices chargées de granulations. A la limite du pylore et des cæcums intestinaux se trouve un sphincter très puissant, formé par une couche interne de fibres musculaires à direction longitudinale et une couche externe de fibres circulaires, dont l'épaisseur, qui varie du reste, suivant leur état de contraction, est d'environ 36 μ .

La paroi des cæcums intestinaux possède une structure identique à celle de la paroi du reste de l'intestin.

X. — GLANDES INTESTINALES.

Les glandes intestinales (Pl. 11, fig. 18, *gi*) analogues aux glandes du pylore, sont répandues sur toute l'étendue de la muqueuse intestinale. Comme c'est généralement le cas des glandes unicellulaires, elles sont représentées par de grandes cellules en forme d'utricule, laissant distinguer un corps glandulaire, un col et un canal extérieur (Pl. 11, fig. 12, *cg*, *c*, *ce*).

Ces cellules ont perdu leur caractère épithélial, et se distinguent des cellules épithéliales soit par leur forme, soit par le fait qu'elles s'enfoncent profondément dans le tissu conjonctif sous épithélial (fig. 19). Ce sont de véritables glandes unicellulaires appartenant à la muqueuse intestinale.

Il est intéressant de noter ici que ce type de glande intestinale est bien éloigné du type glandulaire représenté par les glandes de la muqueuse intestinale des Vertébrés supérieurs, dont les cryptes caractéristiques aboutissent toujours à la formation de tubes glandulaires pluricellulaires.

Ces deux types de formation glandulaire reconnaissent cependant à leur origine la présence de cellules épithéliales glandulaires qui représentent le type inférieur des formations glandulaires complexes, que la muqueuse intestinale acquiert au cours de son développement ontogénétique et phylogénétique.

L'étude de l'épithélium intestinal d'*Aulastoma* nous apprend que la différenciation phylogénétique des glandes de la muqueuse intestinale est progressive, mais ne nous explique pas la relation qui existe entre la glande unicellulaire et la glande proprement dite, au point de vue de la genèse de cette dernière.

Nous ne pouvons qu'appuyer les vues d'EDINGER (20), qui considèrent les glandes ontogénétiquement et phylogénétiquement comme des formations secondaires. Elles se confirment peu à peu par les progrès de l'histogenèse de l'épithélium intestinal¹ qui est appelé à nous renseigner sur le processus qui préside à l'apparition des tubes glandulaires et à la métamorphose des éléments de l'épithélium primitif.

Les glandes intestinales d'*Aulastoma* sont des cellules épithéliales différenciées dans le but spécial de la sécrétion; ce sont des cellules épithéliales glandulaires transformées sur lesquelles s'est uniquement localisée la fonction de sécrétion.

On rencontre les glandes intestinales disséminées irrégulièrement entre les cellules de l'épithélium (Pl. 11, fig. 18); la position du corps de la glande est très variable, tantôt il est situé entre la portion basale effilée des cellules cylindro-coniques, tantôt il est refoulé à l'intérieur du stratum conjonctif sous-épithélial (fig. 19, *gi*). Sur plusieurs de nos coupes, nous avons observé que le corps glandulaire peut occuper toute l'épaisseur de la paroi intestinale. Elles présentent une grande variété d'aspect suivant leur état fonctionnel; nous ne reviendrons pas, à leur sujet, sur les remarques que nous avons présentées à propos du

¹ A consulter, au sujet de l'histogenèse de l'épithélium intestinal :

GIANNELLI. Atti d. R. Accad. d. Fisiocritici in Siena, ser. 4, vol. 12.

ASCOLI. Verh. d. Anat. Ges. Pavia, 1900, et Anat. Anz., Bd. XVIII, 1900.

DE ROUVILLE. Sur la Genèse de l'épithélium intestinal. C. R. de l'Acad. des Sc. de Paris, t. CXX, N° 1.

VEJDovsky. Sitzungs-b. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. math. natur. Kl., 1891.

SALVIOLI. Arch. ital. de biol., Bd. XIV, fasc. 1-2; Atti della R. Accad. delle Sc. di Torino, vol. 25, 1896.

SPEE. Münchn. mediz. Wochen.

mécanisme de la sécrétion des glandes pyloriques; elles s'appliquent aux glandes intestinales aussi bien qu'à la plupart des cellules glandulaires.

Le cytoplasma des glandes intestinales présente une structure nettement réticulée ou, plus justement, alvéolaire. On rencontre des alvéoles de toutes les dimensions (fig. 12): elles sont généralement sphériques, renfermant un produit de sécrétion sous la forme d'une substance homogène, oxyphile.

Pendant la phase de repos de la glande, les alvéoles du cytoplasma renferment des gouttelettes qui possèdent les propriétés microchimiques des grains zymogènes (coloration en jaune par l'acide picrique); les travées protoplasmiques limitant les alvéoles, sont alors dépourvues de granulations, dont la présence caractérise la phase d'activité des cellules glandulaires.

HISTOLOGIE DES ORGANES ANNEXES DU TUBE DIGESTIF D'*AULASTOMA GULO*

XI. — HISTOLOGIE DES GLANDES PÉRIÆSOPHAGIENNES.

Les anciens anatomistes, pour des raisons purement morphologiques, ont donné le nom de glandes salivaires à la masse des glandes unicellulaires entourant généralement la portion antérieure du tube digestif des Hirudinées.

Nous savons maintenant que la signification physiologique des prétendues glandes salivaires des Hirudinées et des Vers en général, varie d'un animal à l'autre, et, la plupart du temps, ne fonctionnent pas comme glandes digestives.

Chez *Aulastoma*, il existe à l'extrémité antérieure de l'œsophage, et entourant immédiatement sa paroi, des glandes unicellulaires, en nombre beaucoup moins considérable que les glandes péripharyngiennes d'*Hirudo*.

Sous l'influence de son régime alimentaire, ces glandes ont subi chez *Aulastoma* une notable réduction; elles sont en voie

d'atrophie, ainsi que c'est le cas de l'appareil masticateur auquel elles sont annexées. Nous avons montré précédemment (88) que chez *Hirudo*, ces mêmes organes, mis en activité pendant la succion, déversent le produit de leur sécrétion à l'extrémité libre des mâchoires, qui est ainsi directement mélangé au sang sucé, dont la Sangsue se nourrit exclusivement. Nous avons vu que la conformation particulière de son œsophage ne permet pas à l'Aulastome de sucer du sang; il en résulte qu'il ne peut utiliser le produit de sécrétion de ses glandes périœsophagiennes, qui, chez *Hirudo*, intervient dans les phénomènes de la digestion. Ce fait, qui est la conséquence du régime alimentaire d'*Aulastoma*, a entraîné des modifications à la fois dans la structure et les fonctions de son tube digestif, dont l'épithélium, contrairement à ce qui existe chez la Sangsue, s'est différencié en glandes dans le but de la sécrétion de ferments digestifs. Les glandes périœsophagiennes de l'Aulastome ne doivent pas être considérées comme des glandes digestives.

Du reste, l'absence de glandes annexes du tube digestif, qui caractérisent l'intestin moyen des Vertébrés, est presque la règle générale chez les Vers; c'est pourquoi l'étude des différenciations glandulaires de leur épithélium intestinal présente un grand intérêt, au point de vue de la phylogénèse des glandes de la muqueuse intestinale¹.

Les glandes de la région antérieure de l'œsophage se composent d'un corps cellulaire, mesurant de 30-40 μ , qui se prolonge en un canal excréteur, de longueur très variable et qui aboutit à l'intérieur des mâchoires.

Les cellules des glandes présentent une grande variété d'aspect suivant leur état fonctionnel. Pendant leur phase d'activité,

¹ CAMILLE SPIESS. *Recherches sur la structure intime du tube digestif d'Aulastoma, avec quelques réflexions sur la phylogénie des glandes intestinales*. C. R. des séances du VI^e Congrès international de Zoologie (Berne), 1904.

les cellules glandulaires sont remplies de grosses granulations basophiles, qu'une trace d'hématoxyline colore très fortement (Pl. 11, fig. 16 A). A l'état de repos, les cellules ne renferment que quelques granulations disséminées dans le cytoplasma, dont la structure est réticulée (alvéolaire) (fig. 16 B).

Le noyau rarement visible, subit des modifications au cours de l'activité sécrétoire des cellules glandulaires.

Le produit de la sécrétion présente les réactions microchimiques du mucus, surtout en ce qui concerne l'hématoxyline; il se colore par le brun de Bismarck, tandis qu'il se montre indifférent vis-à-vis de l'éosine, après fixation au sublimé. Les glandes péri-œsophagiennes sécrètent une substance analogue à la mucine, qui n'exerce aucune action digestive sur les proies dont *Aulastoma* se nourrit.

Pour compléter la description de l'appareil digestif, nous devons dire un mot du tissu pigmentaire périintestinal qui a été envisagé comme un foie par plusieurs auteurs.

BRANDT (8) admet que les cellules péritonéales se sont transformées en cellules hépatiques. Cette opinion, à laquelle se rattache SAINT-LOUP (78), a été combattue pour la première fois par GRATIOLET (34) qui reconnaît que les canaux hépatiques de BRANDT appartiennent au système sanguin et proviennent du tissu conjonctif périviscéral.

La nature conjonctive de ces cellules, qui ont la même signification physiologique que les chloragogènes des Oligochètes, a été ensuite confirmée par Leydig (54) et par RAY-LANKESTER (75). Ces cellules ont été en outre comparées par LEYDIG et PERRIER (69) aux cellules jaunes de l'intestin des Lombriciens, n'étant ni les unes ni les autres, en communication directe avec la cavité du tube digestif.

La physiologie n'a donné jusqu'ici, que des réponses fragmentaires à la question de l'existence d'un véritable foie chez les représentants de l'embranchement des Vers.

Des considérations d'ordre embryologique ne nous paraissent pas favorables à l'opinion des auteurs qui admettent que les cellules péritonéales des Hirudinées remplissent les fonctions d'un foie.

Nous savons (88,100) que ces cellules jouent un rôle actif dans l'élimination des produits de désassimilation ; elles accumulent des pigments ainsi que des dérivés de l'acide urique qui, en partie, s'éliminent par voie intestinale.

Nous avons entrepris des recherches expérimentales sur les fonctions de ces cellules, dont nous exposerons les résultats dans un prochain mémoire.

RÉSUMÉ DES FAITS ACQUIS

1° Par suite de son régime alimentaire, le tube digestif d'*Aulastoma* n'est pas réduit comme chez *Hirudo*, à l'état d'un vaste sac estomac-réservoir, dépourvu de glandes.

2° Ses différenciations épithéliales sont avancées et nous permettent de lui distinguer : une cavité buccale, un œsophage, un estomac et un intestin.

3° Sur toute son étendue, la paroi du tube digestif est formée par deux lamelles conjonctive et épithéliale, qui correspondent à la muqueuse du tube digestif des Vertébrés.

4° La conformation de son œsophage ne permet pas à l'*Aulastoma* de pomper du sang, ce qui l'empêche d'utiliser le produit de sécrétion de ses glandes périœsophagiennes, qui, chez *Hirudo*, par suite de son régime alimentaire particulier, intervient dans les phénomènes de la digestion. Il résulte de ce fait que l'épithélium intestinal d'*Aulastoma* s'est différencié en glandes, dans le but de la sécrétion de ferments digestifs.

5° *Aulastoma* possède un véritable estomac, c'est-à-dire une région médiane du tube digestif pourvue de glandes et histologiquement différente des autres parties du tractus.

6° Nous distinguons dans l'estomac : une portion cardiaque recouverte par un épithélium cylindrique simple, dont les cellules glandulaires sécrètent du mucus ; une portion pylorique pourvue de glandes et recouverte par un épithélium identique, dont les cellules glandulaires ainsi que les glandes pyloriques sécrètent une substance oxyphile, qui possède les propriétés microchimiques des grains zymogènes.

7° L'estomac d'*Aulastoma* représente un stade évolutif intermédiaire entre le pseudo-estomac des animaux, dont l'épithélium est uniforme et celui des Vertébrés supérieurs, dont la muqueuse gastrique s'est non seulement différenciée en deux régions distinctes, mais présente en outre, des glandes muqueuses pluricellulaires.

8° L'épithélium intestinal est formé par des cellules cylindriques, dont la partie supérieure est limitée par un plateau strié. La muqueuse intestinale renferme un grand nombre de glandes unicellulaires, dont le produit de sécrétion présente les caractères microchimiques des grains zymogènes, et qui permettent à l'*Aulastome* de digérer rapidement.

9° Les glandes intestinales sont unicellulaires ; elles forment le passage entre les cellules épithéliales glandulaires et les glandes pluricellulaires de la muqueuse intestinale des Vertébrés supérieurs.

10° Elles sont holocrines. Leur cytoplasma est réduit dans sa totalité, à l'état d'un réseau très compliqué ; ses travées présentent des granulations protéiques et limitent des alvéoles où s'accumule le produit de la sécrétion sous forme d'une substance homogène oxyphile.

11° Les granulations du réseau cytoplasmique, dont la présence caractérise la phase d'activité des cellules glandulaires, constituent l'état primitif du produit de la sécrétion, qui, à l'état parfait remplit les alvéoles du cytoplasma.

12° Le noyau des cellules glandulaires présente une activité particulière pendant la sécrétion. Ses contours deviennent irréguliers, la chromatine nucléaire diminue, tandis que le nombre des nucléoles augmente ; il semble se fractionner, pour se résoudre finalement en granulations basophiles toujours fortement colorables.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. BENSLEY, R.-R. *The Cardiac Glands of Mammals*. The Am. Journ. of Anatomy, vol. II N° 1. **1902**.
2. — *The Structure of the Glands of Branner*. The Decennial Publications, vol. X. **1903**.
3. BLOCHMANN, F. *Die Epithelfrage bei Cestoden und Trématoden*. Hamburg. **1896**.
4. BÖHMIG, L. *Untersuchungen ueber rhabdocole Turbellarien (Plagiostoma und cylindrostoma Graff)*. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. LI. **1890**.
5. BOLSUS, H. *Annales de la Société scientifique de Bruxelles*, t. XVIII, 1^{re} partie. **1894**.
6. BOURNE, A.-G. *Contributions to the Anatomy of the Hirudinea*. Proc. of the Roy. Soc. London, vol. XXXV. **1883**.
7. — *Contributions to the Anatomy of the Hirudinea*. (Quarterly Journ. of microscopical Science, vol. XXIV. **1884**.
8. BRANDT ET RATZEBOUR. *Medicinische Zoologie*. Berlin. **1833**.
9. BRANDT, J.-F. Versuch einer Anatomie des medicinischen Blutegel. Acad. inip. Scienc. Pétersb. — Journ. Instit., t. II, 1834. **1833**.
10. BRASIL, L. *Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annelides Polychètes. L'épithélium intestinal de la Pectinaire*. Arch. de Zool. exp. et gén., 4^e sér., t. II. **1904**.
11. BRUMPT, E. *Monographie de la Clepsine (Glossiphonia complanata Lin.)* Zool. descriptive. Doin. Paris. **1900**.
12. BUDGE, J. *Clepsine bioculata Sav.* Verhandl. des naturh. Vereins d. pr. Rheinlande, Bd. VI. Bonn. **1849**.
13. CHICHKOFF, G.-D. *Recherches sur les Dendrocœles d'eau douce (Triclades)*. Arch. de Biol., t. XII. **1892**.
14. CROCKEWEIT, J.-M. *Notes on the Structure of the Jaws and Salivary Glands of Hirudo medicinalis*. Utrecht. **1894**.
15. CUVIER, G. *Leçons d'Anatomie comparée*. Paris, 5 vol. in-8°. Nouv. éd., Paris, 7 vol. in-8°. **1800-40**.
16. DARBOUX, G. *Recherches sur les Aphroditides*. Trav. de l'Inst. de Zool. de l'Univ. de Montpellier, N° 6. **1899**.

17. DUTILLEUL, G. *Recherches anatomiques et histologiques sur la Pontobdella Muricata*. Assoc. Franc. p. l'avanc. d. Sc. Nancy. 1887.
18. DUVERNOY, G.-L. *Sur les Sangsues, et en particulier sur la Sangsue du cheval*. Journ. Instit., N° 181. 1836.
19. EBRARD, E. *Nouvelle monographie des Sangsues médicinales*. Paris. 1857.
20. EDINGER, L. *Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes, uebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmrohres*. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XIII, p. 689. 1877.
21. EISIG, H. *Die Capitelliden*. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 16^e Monographie). 1887.
22. — *Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel*. Berlin. 1887.
23. FAUVEL, P. *Recherches sur les Ampharétiens*. Bull. Scient. de la France et de la Belgique, t. XXX. 1897.
24. FERMOND, C. *Monographie des Sangsues médic.* Paris. 1854.
25. FRENZEL, J. *Beiträge zur vergleichenden Physiologie und Histologie der Verdauung*. I Mitth. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1892.
26. GALVAGNI, E. *Histologie des Genus Ctenodrilus Clap.* (mit 2 Tafeln) Arbeiten aus den Zool. Inst. d. Univ. Wien und d. Zool. Stat. in Triest. t. XV, H. I. 1903.
27. GAREL, J. *Recherches sur l'Anatomie générale comparée et la signification morphologique des glandes de la muqueuse intestinale et gastrique des animaux vertébrés*. (Thèse de la Faculté de Médecine de Lyon. Paris, Delahaye). 1879.
28. GARNIER, C. *Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Du rôle de l'ergastoplasma dans la sécrétion*. Journ. Anat. et Physiol., t. XXXVI. 1900.
29. GRABER, V. *Die Gewebe und Drüsen des Ameliden Oesophagus*. Aus dem LXVII Bd. d. Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch. I. Abth. 1873.
30. GRAFF, L. *Monographie der Turbellarien. I Rhab. docetida*. 1882.
31. GRAF, A. *Beiträge zur Kenntniss der Exkretionsorgane von Nephelis vulgaris*. Jen. Zeit. f. Naturw., Bd. XXVIII. 1893.
32. GRAF, A. *Hirudineenstudien*. Nova Acta Abh. d. Kaiserl. Leop. carol. Deutsch. Akad. d. Naturf., Bd. LXXII, N° 2. 1899.
33. GRATIOLET, P. *Recherches sur l'organisation du système vasculaire de la Sangsue et de l'Aulastome vorace*. Ann. d. Sc. Nat., t. XIV. 1850.
34. — *Appareil circulatoire des Hirudinéés*. Ann. d. Sc. Nat., t. XVII. 1862.

35. HALLEZ, P. *Observations sur le Prostomum lineare*. Arch. de Zool. exp. et gén., t. II, p. 559-586. 1874.
36. — *Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés*. Lille. 1879.
37. HASWELL, W.-A. *Monograph of the Australian Aphrodita*. Proceed. of the Linn. Soc. of New-South-Wales, t. VII. 1883.
38. — *On the Structure of the so-called Glandular Ventricle (Drüsenmengen) of Syllis*. Quat. Journ. of Micr. Sc., vol. XXVI, p. 471, pl. XXV. 1886.
39. HOFFMANN, C.-K. *Zur Anatomie und Ontogenie von Malacobdella*. Nied. Arch. für Zool., Bd. IV. 1877.
40. — *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Hiradiaceen*. Haarlem. 1880.
41. JANDER, R. *Die Epithelverhältnisse des Tricladopharynx*. Jena. 1896.
42. — Zool. Jahrb. Abt. Morph., Bd. X. 1897.
43. JIJIMA, J. *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser Dendrocoelen (Tricladen)*. Zeit. f. wiss. Zool., t. XL. 1884.
44. JOHNSON, J.-R. *A treatise on the medicinal Leech, including its medical and natural History, with a description of its anatomical structure*. London. 1816.
45. JOYEUX-LAFFUE, J. *Etude monographique du Chétopère (Chaetopterus variopedatus R.)*. Arch. de Zool. exp. et gén., 2^e sér., t. VIII. 1890.
46. KENNEL, J. *Ueber einige Landhlutegel des tropischen Amerika*. Zool. Jahrb., Bd. III. 1887.
47. LANG, A. *Die Polycladen (Serpularien) des Golfes von Neapel*. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel.) 1884.
48. LANGLEY, J.-N. *On the histology of the mammalian gastric glands, etc.*, Journ. of Physiol. 1882.
49. LEMOINE, V. *Recherches sur l'organisation des Branchiobdelles*. Reims (Assoc. Franc.) 1880.
50. LEO. *Ueber einige ausgezeichnete anatomische und physiologische Verhältnisse der Piscicola geometra* (Müller's Archiv.) 1835.
51. LEUCKART, R. *Die Parasiten des Menschen*. 2^e Aufl. 1894.
52. LEYDIG, FR. *Zur Anatomie von Piscicola geometrica mit theilweiser Vergleichung anderer einheimischer Hirudineen*. Taf. VIII bis X. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. I. 1849.
53. — *Anatomisches ber Branchellion und Pontobdella*. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. III. 1851.

54. — *Ueber Phreogryctes Menkenius Hofm., nebst Bemerkungen über den Bau anderer Anneliden.* Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. I, und Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. V. **1865.**
55. — *Traité d'Histologie de l'homme et des animaux*, trad. p. Lahillonne, Paris. **1866.**
56. — *Zur Anatomie von Piscicola geometrica.* Zeit. f. wiss. Zool., Bd. VI. **1880.**
57. — *Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere.* **1883.**
58. MALAQUIN, A. *Recherches sur les Syllidiens (Morphologie, Anatomie, Reproduction, Développement).* Mém. d. la Soc. de Sc. de l'agric. et des arts de Lille, 4^e sér., t. XVIII. **1893.**
59. METSCHNIKOFF, E. *Ueber die Verdauungsorgane einiger Süßwasserturbellarien.* Zool. Anz., I. Jahrg., No. 1-17, **1878.**
60. — *Ueber die intracelluläre Verdauung bei Coelenteraten.* Zool. Anz. **1880.**
61. — *Zur Lehre über die intracelluläre Verdauung niederer Thiere.* Zool. Anz., V. Jahrg., n° 101-128. **1882.**
62. — *Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei Wirbellosen Thieren.* Arb. Zool.-Inst. Wien, V. **1887.**
63. — *Recherches sur la digestion intracellulaire.* Ann. de l'Inst. Pasteur. **1889.**
64. MOQUIN-TANDON, A. *Monographie de la famille des Hirudinées*, 2^{me} édit., avec atlas, Paris. **1846.**
65. MÜLLER, F. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. X, Th. I. **1844.**
66. OKA, A. *Beiträge zur Anatomie der Clepsine*, Zeit. f. wiss. Zool. Bd. LVIII. **1894.**
67. OTTO, K.-A.-F. *Der medicinische Bluteigel*, in-12, avec 7 pl. Weimar. **1835.**
68. PELLETIER et HUZARD. *Recherches sur le genre Hirudo.* Journ. pharm., t. XI. **1825.**
69. PERRIER, E. *Organisation des Lombriciens.* Arch. de zool. exp. et gén., t. IX. **1881.**
70. PRENANT, A. *Sur le protoplasma supérieur (Archoplasma, Kinoplasma, ergastoplasma), étude critique.* Journ. anat. Physiol., XXXIV, n° 6, XXXV, nos 1, 2, 4 et 5. **1898-99.**
71. PRENANT, A., BOUIN, P., MAILLARD, L., *Traité d'Histologie. T. I. Cytologie générale et spéciale*, Paris. **1904.**
72. QUATREFAGES, A. de. *De nombreux mémoires parus dans:* Ann. Sc. Nat. **1847-52.**

73. — *Etudes sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés (Mémoire sur le Branchement de d'Orbigny)*. Ann. d. Sc. Nat. t. XVII. **1852**.
74. RATHKE, H. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen*, Leipzig. **1862**.
75. RAY-LANKESTER, E. *Observation on the Microscopical Anatomie of the Leech; intra-epithelial capillaries in the Integument of the Medicinal Leech*. Zool. Anz., Bd. III. — Q. J. micr., Sc., vol. XX. **1880**.
76. — *On the green pigment of the intestinal wall of the Annelid Chaetopterus*. Quart. Journ. Micr. Sc. n° 40. **1898**.
77. SAINT-HILAIRE, K. *Untersuchungen über den Stoffwechsel in der Zelle und in den Geweben*. Erster Theil. Trav. Soc. Imp. Nat. St-Petersbourg, t. XXXIII, fasc. 2, Taf. I-V. **1903**.
78. SAINT-LOUP, R. *Recherches sur l'organisation des Hirudiniées*. (Thèse de la Faculté des Sciences), Paris. **1885**.
79. SCHIMKEWITSCH. *Ueber die excretorische Thätigkeit des Mitteldarmes der Würmer* Biol. Centralbl., Bd. LIV. **1894**.
80. SCHNEIDER, G. *Ueber phagocytaire Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten*. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. LXI. **1896**.
81. — *Ueber Phagocytose und Excrétion bei den Anneliden*. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. LXVI. **1899**.
82. SCHNEIDER, K.-C. *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere*. Jena. **1902**.
83. SCHULZE, F.-E. *Epithel und Drüsenzellen*. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. III. **1867**.
84. SELENKA, E. *Das Gefasssystem der Aphroditea aculeata*. Niederl. Archiv. f. Zool., t. II, **1873**.
85. SETTI, E. *L'apparecchio digerente dell Aphrodite aculeata L.* (Ricerche dal Laboratorio di Anatomia normale della R. Università di Roma ed in altri Laboratori biologici, vol. VII, fasc. 3 et 4.) **1900**.
86. SOULIER, A. *Etudes sur quelques points de l'anatomie des Annelides tubicoles de la région de Cette (secrétion du tube et appareil digestif)*, in-8, Montpellier. **1891**.
87. SPIESS, C. *Recherches sur la structure intime du tube digestif de la Sangsue (Hirudo medicinalis L.)* Arch. des Sc. phys. et nat., t. XIV. **1902**.
88. — *Recherches morphologiques, histologiques et physiologiques sur l'appareil digestif de la Sangsue (Hirudo medicinalis L.)* Rev. suisse de zool., t. XI, avec 3 pl. **1903**.

89. — *Modifications subies par l'appareil digestif sous l'influence du régime alimentaire.* C. R. de l'Académie des Sciences de Paris, t. CXXXVIII, p. 1123-1124. **1904.**
 90. — *Sur les différenciations épithéliales du tube digestif d'*Hæmopsis sanguisuga*.* C. R. de la Société de Biologie. Paris, t. LVI, p. 698-699. **1904.**
 91. STEEN, J. *Anatomisch-histologische Untersuchung von *Terebellides Stroemi*.* Jen. Zeitschr. Nat. wiss., Bd. XVI. **1883.**
 92. THÉOHARI, A. *Etudes sur la structure fine des cellules principales, de bordure et pyloriques de l'estomac, à l'état de repos et à l'état d'activité sécrétoire.* Arch. Anat. microsc., t. III, 11-32, 1 pl. **1899.**
 93. VAILLANT, L. *Contributions à l'étude anatomique du genre *Pontobdella*.* Ann. d. Sc. Nat., 3^e sér., t. XIII et Bull. de l'école des hautes études, t. II. **1870.**
 94. VEJDovsky, F. *Zur Vergleichenden Anatomie der Turbellarien,* Zeit. f. wiss. Zool., t. LX. **1895.**
 95. VIGNON, P. *Recherches de cytologie générale sur les épithélium.* Arch. de zool. exp. et gén., 3^e sér., t. IX. **1901.**
 96. VIGUIER, C. *Organisation de la *Batrachobdella*.* Arch. de zool. exp. et gén., t. VIII. **1880.**
 97. VOIGT, W. *Beiträge zur feineren Anatomie und Histologie von *Branchiobdella varians*.* Arb. zool. Inst. Würzburg, 8, Bd. **1888.**
 98. WILLEM, V. *L'excrétion chez l'*Arénicole*.* Trav. du Lab. de Wimereux, t. VII. **1899.**
 99. WILLEM et MINNE, A. *Recherches sur la digestion et l'absorption intestinale chez le *Lombric*.* (Livre jubilaire dédié à Charles van Bambeke, Bruxelles). **1899.**
 100. — *Recherches sur l'excrétion chez quelques annélides.* (Mém. couronnés et mém. des sav. étr. de l'Acad. Roy. de Belgique, Bruxelles.) **1900.**
 101. WIRÉN, A. *Om cirkulations-och digestions-organen hos Annelider af familjerna *Ampharetidae*, *Terebellidae*, och *Amphictenidae*.* Svenska Akad. Handl., Ny Fölyd, Bd. XXI, n^o 7; Tab. I-VI, p. 1-58. Stockholm. **1885.**
 102. — *Beiträge zur Anatomie und Histologie der Limivoren Anneliden.* Kongl. Svenska Vet Akad. Handl., Bd. XXII, n^o 4, mit. V Taf. **1887.**
-